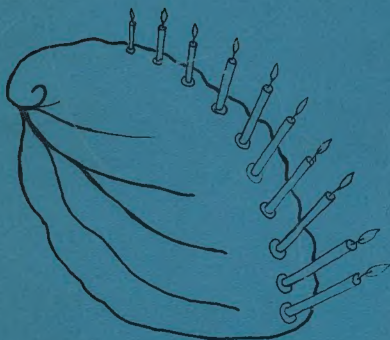
HALIOTIS

a 10 ans!

1981 - VOL.11





Publié par la Société Française de Malacologie

N° ISSN 0397.765 X

SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE

fondée en 1969

SIEGE SOCIAL : 55, rue de Buffon, 75005 PARIS - Tél. 331-38-95

La Société Française de Malacologie a été fondée le 29 Janvier 1969. Elle a pour but d'encourager de développer toute étude concernant les Mollusques actuels et fossiles, de faciliter les relations entre les malacologistes et de les documenter sur les recherches en cours dans les différents laboratoires de France ou d'autres pays. L'association est dirigée par un Conseil d'Administration de douze membres élus pour trois années par l'Assemblée Générale ordinaire.

Les demandes d'adhésion sont ratifiées par le Conseil d'Administration ; aucune condition particulière n'est exigée pour être membre, personne physique ou personne morale. Le montant annuel de la cotisation sera, à partir de 1979, de 75 F pour les personnes physiques (non étudiants), 50 F pour les étudiants, 100 F pour les personnes morales (Laboratoire, Bibliothèques, Librairies, Sociétés ...), 10 F pour le bulletin "ELONA". Les demandes des anciens numéros d'Haliotis sont fivées à 100 F.

Chaque membre de la Société reçoit : 1°) la revue "HALIOTIS" (1 volume de 1 ou 2 numéros, séparés ou reliés, par an). 2°) le bulletin "ELONA" (1 numéro par an). 3°) des circulaires bilbiographiques (travaux malacologiques reçus au Siège social de la S.F.M.

Toute demande d'adhésion ou de renseignements doit être adressée au Secrétariat de la Société.

Directeur de la publication : le Président de la S.F.M.

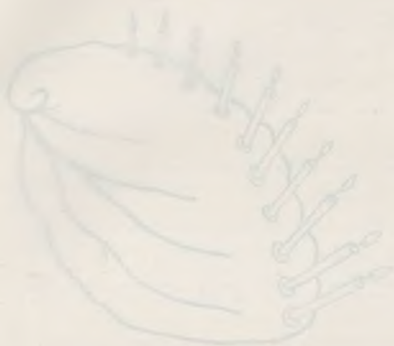
Secrétaire de rédaction et Gérant du volume : Nardo VICENTE

Imprimé à Marseille
I.U.T. St-Jérôme - 13013 Marseille

Dépôt légal : 4° Trimestre 1981

HALIOTIS

1981 - VOL.11





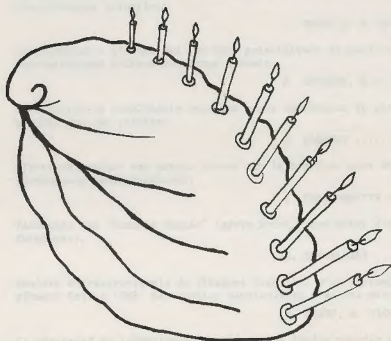


Publié par la Société Française de Malacologie

HALIOTIS

a 10 ans!

1981 - VOL.11





Publié par la Société Française de Malacologie

N° ISSN 0397.765 X

S O M M A I R E

INTRODUCTION

"Haliotis a dix ans", dans la forme où nous le proposons, représenterait-il une tentative ambitieuse pour rapprocher notre revue de la formule des publications savantes régulières, au moment même où beaucoup d'entre elles s'interrogent, se regroupent ou se censurent ? Ne serait-ce pas plutôt, après l'important investissement des Malacologues français dans le Congrès International de Perpignan en 1980, et dans la perspective d'une année 1982 riche en manifestations (réunion du groupe d'étude "Croissance et Production" au printemps, symposium Franco-Anglais à Londres en septembre), une formule par laquelle notre société "reprend son souffle" en faisant le compte, dans une sorte de congrès "par correspondance" de tous les secteurs de recherche qui se reconnaissent sous son étiquette ?

Si cet anniversaire est un prétexte, il méritait en tout cas d'être rappelé dans le onzième volume de cette revue qui s'est donnée pour tâche surtout de publier les communications de nos Congrès et Colloques, au rythme d'un ou deux fascicules par an, et qui doit sa réalisation matérielle d'abord à l'investissement bienveillant de nos collègues universitaires de Brest, Caen, et depuis 1975 de Marseille-St Jérôme. Le prétexte trouve aussi sa justification dans le succès de l'entreprise. Près de 25 articles (dont plusieurs revues de synthèse) nous sont parvenus, dans des délais convenables pour être acceptés par un comité de lecture, et les 250 pages de matière imprimée qu'ils représentent correspondent au maximum de nos possibilités matérielles.

Proposés par des "vieux fidèles" de notre société, par de jeunes chercheurs, et aussi par des membres étrangers qui nous ont fait l'honneur de reconnaître la validité de la publication, ces articles dans leur diversité correspondent à un échantillonnage tout à fait satisfaisant de la science biologique et de ses fronts pionniers.On ne s'étonnera pas de voir particulièrement bien représentés certains secteurs qui intéressent la recherche appliquée (parasitologie surtout, aussi étude des pollutions ou des mollusques comestibles ...), et de reconnaître l'actualité du moment dans l'importance de l'approche écologique, mais les autres spécialités, de la systématique à la physiologie et à la cytologie, témoignent elles aussi que le matériel malacologique se trouve bien d'être entretenu ou revu à l'aide de techniques sophistiquées.

Sans hypothéquer l'avenir, le succès de cette formule exceptionnelle nous permet peut être en partie de répondre à notre problème : la Malacologie en 1981, pour quoi faire ? La biologie animale s'exprime actuellement à travers deux systèmes de lecture. Le premier, traditionnel, prend en compte les groupes d'animaux, et notre entreprise, plus modeste que celle des Entomologistes, se justifie dans la mesure ou la Zoologie pour vivace qu'elle soit, ne peut plus endosser l'intégralité du champ qui lui est assigné. L'inventaire que nous propose "Haliotis a dix ans" sert à faire apparaître notre spécificité, aussi bien dans la recherche fondamentale que dans la recherche appliquée. Serions-nous tentés de nous exprimer dans l'autre système de lecture, qui privilégie les grands problèmes à travers des concepts comme écolo-

gie, parasitologie, biominéralisation ? Il répond peut être davantage à la démarche actuelle de certains chercheurs, et à la compréhension du public, voire des "décideurs". Pourtant son discours exclusif nous semble périlleux dans la mesure où les priorités d'une politique de la recherche contingente des moyens matériels risquent de faire disparaître des domaines fondamentaux d'investigation. Rappelons, a titre d'exemples, qu'en 1978 l'organisateur de la première réunion d'une nouvelle société savante, l' "European Comparative Skin Biology", regrettait l'absence totale de mention au domaine des Mollusques, tandis qu'au même moment telle revue internationale (Calcified Tissue Research) qui s'était fait remarquer en accueillant de beaux articles sur la biominéralisation de la coquille, s'adaptait au nécessités de l'heure pour servir à l'expression exclusive des dentistes et des médecins ...

Soyons rassurés : "Haliotis a dix ans" a suscité-dans l'enthousiasme !-suffisamment d'articles intéressants pour témoigner de la vitalité et de la modernité de notre Société française de Malacologie.

J. VOVELLE

Haliotis, 11, 1981
p. 7 à 14

EL GENERO *IBERUS* MONTFORT 1810 (PULMONATA: HELICIDAE). 3. *IBERUS GUALTIERIANUS ORNATISSIMUS* COBOS 1979 E *IBERUS GUALTIERIANUS MARIAE* COBOS 1979

por

Mª Rosario ALONSO y Miguel IBAÑEZ
Departamento de Zoología. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada. España.

ABSTRACT

THE GENUS *IBERUS* MONTFORT 1810 (PULMONATA: HELICIDAE). 3. *IBERUS GUALTIERIANUS ORNATISSIMUS* COBOS 1979 AND *IBERUS GUALTIERIANUS MARIAE* COBOS 1979.

In this work, we are indicating the results of a study of 2 taxa of the genus Iberus; the shell, reproductor system, jaw and radula are studied. We believe that the correct names of both taxa are Iberus alonensis ornatissimus and Iberus alonensis mariae, respectively.

"Palabras claves": Taxonomy, Helicidae, Iberus.

INTRODUCCION

Recientemente (ALONSO e IBAÑEZ, 1978; IBAÑEZ y ALONSO, 1978) hemos emprendido una revisión del género Iberus, que tiene mucho interés por su gran variedad de formas y su elevada capacidad de hibridación, lo que ha motivado la existencia de opiniones diferentes sobre el valor taxonómico de muchas de sus formas, pudiendo destacar en este sentido, y como ejemplo de posturas opuestas, la de BOETTGER (1913) y la de GARCIA SAN NICOLAS (1957).

Continuando con esta revisión, nos ocupamos en este trabajo de 2 taxones descritos recientemente por COBOS (1979), y de los que solo se ha realizado una descripción conquiológica: Iberus gualtierianus ornatissimus Cobos e Iberus gualtierianus mariae Cobos. Gracias a que el Dr. A. Cobos nos ha cedido varios ejemplares vivos de ambos taxones, hemos podido realizar el estudio de sus aparatos reproductores y de sus rádulas y, para completar el trabajo, incluímos también la descripción conquiológica original de ambos.

DESCRIPCION DE *IBERUS GUALTIERIANUS ORNATISSIMUS*

La descripción original de la concha (Fig. 1A) es la siguiente:

"Concha: Moderadamente sólida, moderadamente convexa -o subdeprimida-, mate por arriba, poco brillante por debajo, con apenas 4½ vueltas de espira, convexas lateralmente al final (muy débilmente angulosas hasta la penúltima media vuelta), sin ombligo, de talla mediana (altura media: 14 mm, anchura media: 26 mm). Apice siguiendo la convexidad general. Sutura neta, poco hundida a causa del poco acentuado cambio de convexidad de las circunvoluciones espirales, no o apenas crenulada. Abertura redondeada, casi tan larga como ancha; peristoma mediocremente reflejado, poco engrosado; pared parietal sin callosidad distinta, simplemente abrillantada a partir de un límite indefinido; re-

gión umbilical pequeña, apenas deprimida, totalmente recubierta por una moderada dilatación del peristoma, blanca y brillante, no recortada. Escultura muy fina al principio, viva en la última vuelta, gradualmente alisada por debajo hacia la zona umbilical; estriación espiral, tras la protoconcha, muy débil en las primeras vueltas, tan marcada como la transversa en las últimas; está densa y presente en toda la superficie, regular, bien apreciable sin aumentos. Ornamentación cromática complicada: sobre un fondo color crema intenso u ocráceo -debido a un cierto desarrollo del periostraco, caduco éste al desprenderse como finísima película en las conchas vacías brevemente expuestas a la intemperie-, las 5 bandas espirales atávicas, inferiores inclusive, se descomponen en vagos trazos oscuros, por la parte superior entremezclados de bellos jaspeados en zig-zag del mismo tono, de efecto aún más delicado que en Iberus marmoratus (Férussac). Diámetro mayor: 28'4 mm; altura: 16'5 mm."



Figura 1: A) Iberus gualtierianus ornatissimus.
B) Iberus gualtierianus mariae.

Aparato reproductor (Fig. 2): La glándula hermafrodita está formada por una serie de troncos que se ramifican en túbulos cada vez más pequeños, que quedan empotrados y recubiertos por la glándula digestiva; el conducto hermafrodita es largo y está muy enrollado; la glándula de la albúmina es blancuzca y presenta la forma típica, de lengüeta. El pene está provisto de una papila perforada; es musculoso y se continúa por un epifalo casi del mismo tamaño que él; el flagelo es largo, aproximadamente el doble que el conducto de la bolsa copulatriz, que a su vez tiene la misma longitud que el conducto común a la bolsa copulatriz y al divertículo; éste último es unos 6 a 10 mm más

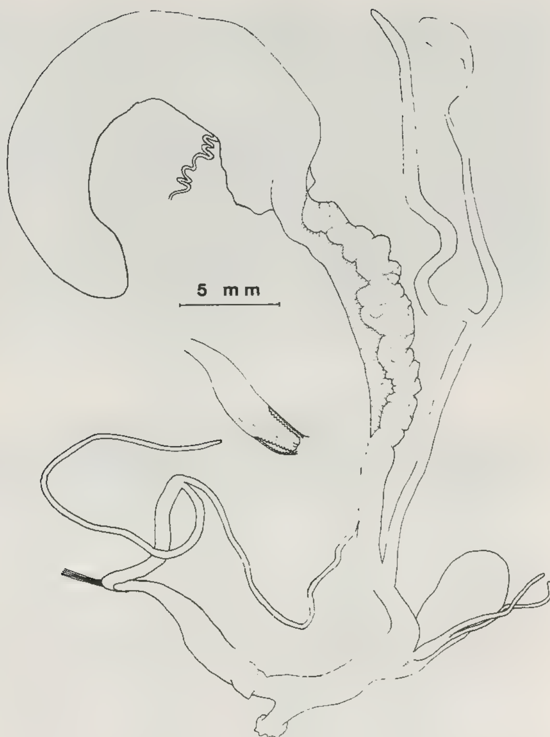


Figura 2: Aparato reproductor de Iberus gualtierianus ornatissimus; se incluye un esquema de una sección longitudinal de la bolsa del pene, mostrando la papila del pene, que es perforada.

largo que el conducto de la bolsa copulatriz. La bolsa del dardo tiene la forma piriforme característica, y las glándulas multífidas están distribuídas en 2 troncos con un número variable de lóbulos.

La mandíbula es de color marrón oscuro, y está provista de 4 costillas en su parte media.

Rádula (Fig. 3C): Está constituída por alrededor de 160 filas de dientes, que se asientan sobre la membrana basal, con la siguiente fórmula radular: (34-35) - (15-16) - 1 - (15-16) - (34-35). El diente central es triangular y más pequeño que los laterales, midiendo aproximadamente 3/4 de la longitud del primer diente lateral; presenta un mesocono redondeado y 2 ectoconos, situados hacia la mitad del diente; en su base está provisto de una amplia depresión, que en algunos casos encierra a otra más pequeña; la placa basal es ancha, y tiene 2 fuertes salientes laterales. Los primeros dientes laterales presentan un mesocono redondeado y un ectocono situado hacia la mitad de la altura total del diente; el dorso del diente está doblado casi en ángulo recto (Fig. 3A), y en su base se prolonga hacia atrás por medio de un saliente a modo de mango, poco prominente, que queda casi paralelo a la membrana basal de la rádula, y en la base del mango hay un par de pequeñas depresiones, poco marcadas; la placa basal es grande, y presenta un saliente lateral en el lado contiguo al

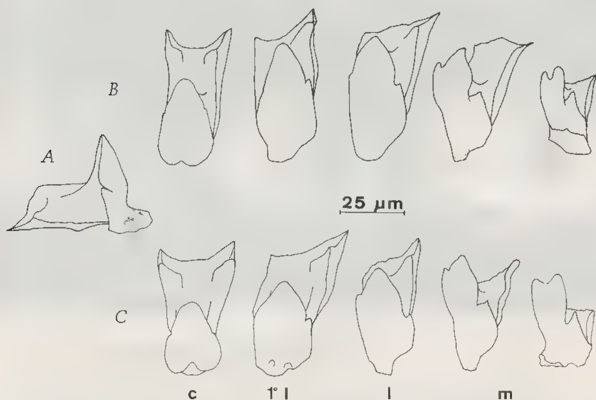


Figura 3: A) diente lateral de una rádula de Iberus, visto de perfil.
B) tipos de dientes de la rádula de Iberus gualtierianus mariae.
C) tipos de dientes de la rádula de Iberus gualtierianus ornatissimus.
SIGNOS UTILIZADOS: c) diente central; 1º l) primer diente lateral; l) diente lateral; m) dientes marginales.

ectocono. A medida que los dientes laterales se van apartando del central, se van estilizando; el mesocono se hace más agudo y el ectocono se va destacando y afilando, y comienza a aparecer un esbozo de endocono, a la vez que el saliente a modo de mango de la base se va haciendo más pronunciado, a medida que se alarga; la depresión interna de la base del diente va desapareciendo, mientras que la externa se difumina cada vez más, hasta terminar por desaparecer; la placa basal sigue siendo grande, y presenta un saliente lateral en el lado externo del ectocono, sobresaliendo netamente el extremo de este saliente. En los primeros dientes marginales, que son esbeltos, el mesocono sigue siendo redondeado; el endocono ya es visible, aunque todavía no es muy grande, y el ectocono es triangular; la base del diente presenta un saliente grande, a modo de mango; el diente queda dividido por un estrangulamiento en 2 porciones, la distal con el mesocono y el endocono, y la proximal con el ectocono en su parte superior; no existen ya las depresiones de la base del diente; la placa basal es grande y está provista de un saliente lateral externo. Los dientes marginales típicos son muy esbeltos, y presentan el endocono situado casi a la misma altura que el mesocono; el diente tiene un estrangulamiento hacia su mitad, en donde está situado el ectocono, que es triangular y muy marcado; la base del diente es ancha y la placa basal, que también lo es, presenta el mismo reborde lateral que los otros dientes, aunque mucho más suave.

La localidad típica de esta subespecie es: Barranco Fuerte, Huecija (Almería, España) (coordenadas U.T.M.: 30SWF3390), y se encuentra en la zona comprendida entre Canjayar (coordenadas U.T.M.: 30SWF2396) y Alhama de Almería (coordenadas U.T.M.: 30SWF3890).

DESCRIPCION DE *IBERUS GUALTIERIANUS MARIAE*

La descripción original de la concha (Fig. 1B) es la siguiente:

"Concha: Muy sólida, bastante convexa, sobre todo por encima, mate salvo la abertura, con 4½ vueltas de espira convexas, sin ombligo; tipo alonensis de mediana talla (altura media: 18 mm, anchura media: 30 mm). Apice siguiendo la convexidad general. Sutura muy neta, hundida por el fuerte cambio de curvaturas, ligera e irregularmente crenulada. Abertura oblonga, en realidad mucho más ancha que larga; peristoma fuertemente reflejado, ligeramente convexo y algo engrosado; pared parietal simple y gradualmente abrillantada hacia dentro; región umbilical pequeña, nada hundida, totalmente recubierta por una moderada dilatación callosa del peristoma no recortada. Escultura delicada, paulatinamente borrosa por debajo hacia el centro; estriación espiral muy fina, espaciada, indistinta a simple vista; estriación transversal bastante más fuerte, bastante regular, mucho más densa, bien apreciable sin aumentos. Ornamentación cromática exclusivamente constituída por las 5 bandas espirales atávicas, estrechas (sobre todo la 2ª y 3ª, que suelen estar más aproximadas entre sí), enteras, de un pardo-rojizo vivo, bruscamente detenidas antes de alcanzar el peristoma, bien destacadas del fondo blanco más o menos cremoso y uniforme de la parte externa; este colorido viene originado por un débil periostraco que desaparece rápidamente a la intemperie, sin descamación aparente, una vez muerto el molusco. Diámetro mayor: 27-32 mm; altura: 15-19'8 mm."

Aparato reproductor (Fig. 4): La glándula hermafrodita está formada por una serie de troncos, que se ramifican en túbulos cada vez más pequeños, que quedan empotrados y recubiertos por la glándula digestiva; el conducto hermafrodita es largo y está muy enrollado; la glándula de la albúmina es blancuzca y tiene forma de lengüeta. El pene está provisto de una papila perforada; es musculoso y se continúa por un epifalo aproximadamente de su misma longitud; el flagelo mide alrededor de 26 mm y es casi de la misma longitud que el divertículo de la bolsa copulatriz, que mide entre 26-27 mm; la rama común al conducto de la bolsa copulatriz, que es ovoidea, y al divertículo, mide 20 mm,

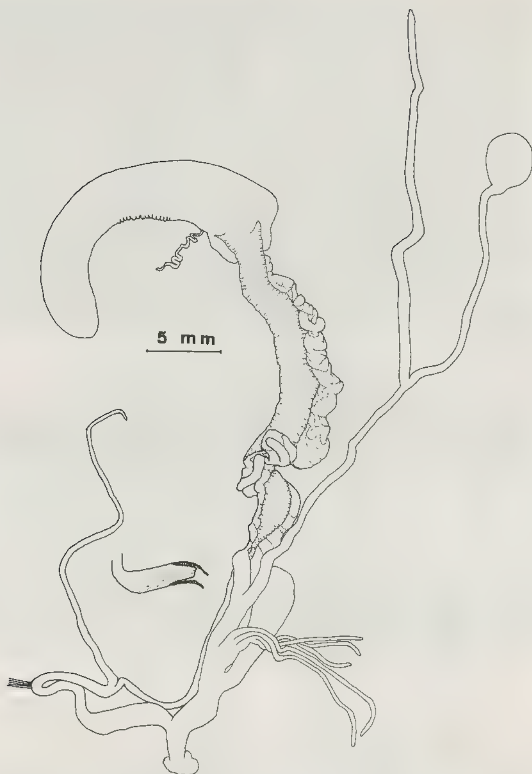


Figura 4: Aparato reproductor de Iberus gualtierianus mariae; se incluye un esquema de una sección longitudinal de la bolsa del pene, mostrando la papila del pene, que es perforada.

y el conducto de la bolsa copulatriz es algo menor (alrededor de 17 mm). La bolsa del dardo es piriforme y alargada; las glándulas multifidas están distribuidas en 2 troncos, pudiendo tener hasta 5 lóbulos cada uno.

La mandíbula es arqueada, de color marrón oscuro, y presenta 4 costillas en su parte media.

Rádula (Fig. 3B): Está formada por alrededor de 175 filas de dientes, que se asientan sobre la membrana basal, con la siguiente fórmula radular: (34-36) - (15-16) - 1 - (15-16) - (34-36). El diente central es triangular y de menor tamaño que los primeros dientes laterales, midiendo aproximadamente 3/4 de la longitud del primer diente lateral; presenta un mesocono redondeado y 2 esbozos de ectoconos, situados hacia el tercio distal del diente, que en algunos casos apenas son visibles; en la base del diente existe una depresión media y 2 laterales, las 3 poco marcadas; la placa basal es grande y presenta 2 fuertes salientes laterales. Los primeros dientes laterales están provistos de un mesocono redondeado y de un pequeño ectocono; la parte media superior del diente está abombada, mientras que la inferior está aplastada y doblada casi en ángulo recto, presentando un saliente a modo de mango que queda casi paralelo a la membrana basal; en esta zona existen 2 depresiones, estando más marcada la del lado del ectocono, que es redondeada, mientras que la del lado contiguo al diente central es alargada y a veces poco visible; la placa basal también es grande, y presenta un saliente lateral en el lado del ectocono; a medida que los dientes laterales se van apartando del central, se estilizan y comienza a aparecer un esbozo de endocono que se hace ya nítidamente visible en los primeros dientes marginales. Los primeros dientes marginales son más esbeltos que los laterales, y casi de su mismo tamaño; están provistos de un mesocono cónico y de un endocono redondeado y situado casi a la misma altura que el mesocono; el diente queda dividido en 2 porciones por un estrangulamiento, situándose el mesocono y el endocono en la porción distal, mientras que en la proximal se sitúa un ectocono triangular, en su parte superior, que corresponde a la mitad de la altura del diente; la base del diente presenta un saliente a modo de mango; la placa basal es ancha, manteniéndose el saliente del lado del ectocono. Los dientes marginales extremos son más pequeños que los anteriores, y en ellos el mesocono y el endocono están situados casi a la misma altura, apreciándose ambos nítidamente; el ectocono triangular está situado al nivel del estrangulamiento de la mitad del diente, y también se diferencia con nitidez de los demás; la placa basal es amplia, y sigue el mismo patrón que en el resto de la rádula.

La localidad típica de esta subespecie es: Los Alcores de Punta Entinas, Dalias, Almería (España) (coordenadas U.T.M.: 30SWF2060), pareciendo ser endémica de la misma.

DISCUSION

Al haber realizado hasta el momento el estudio de un número todavía pequeño de especies y subespecies del género Iberus, no creemos que sea oportuno el efectuar una comparación entre estos taxones y otros próximos, de los que solo disponemos de datos tomados de la bibliografía; sin embargo, es necesario señalar que COBOS (1979) considera que el género Iberus está integrado por muy pocas especies, que a su vez son muy politípicas (según el concepto de E. Mayr) y de acuerdo con esta idea considera, al igual que BOETTGER (1913), que las formas gualtierianus y alonensis quedan englobadas en una única especie que, por el criterio de prioridad, debe denominarse Iberus gualtierianus; esta suposición está basada en la gran cantidad de formas intermedias existentes entre ambas. Otros autores, en cambio, consideran que Iberus gualtierianus e Iberus alonensis son 2 especies diferentes.

En nuestra opinión, Iberus gualtierianus e Iberus alonensis son 2 especies diferentes, aunque sean próximas, representando las formas intermedias fundamentalmente fenómenos de convergencia adaptativa en relación con el medio en el que viven, existiendo además, sobre todo en Iberus gualtierianus, una gran variabilidad conquiológica dentro de una misma población. Así, por ejemplo, y en apoyo de nuestra opinión, en Sierra Elvira (Granada) existen ambas especies, con formas claramente diferenciadas entre sí, y sin formas intermedias, a pesar de la gran variabilidad que muestra la población que allí existe de Iberus gualtierianus.

Por ello, consideramos que los 2 taxones de los que nos ocupamos en este trabajo deben denominarse, en realidad, Iberus alonensis ornatissimus e Iberus alonensis mariae, respectivamente.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

ALONSO, M. R. e IBAÑEZ, M., 1978. El género Iberus Montfort 1810 (Pulmonata: Helicidae). 1. Iberus rositai Fez 1950. Arch. Moll., 108 (4/6): 185-192.

BOETTGER, C. R., 1913. Aus der Schausammlung. Die Veränderlichkeit der Schale von Iberus gualterianus L. Bericht Senck. Naturf. Gessells., 44, 3: 183-197.

COBOS, A., 1979. Sobre algunos Iberus Montfort de la provincia de Almería (Gastrop. Pulmon.). Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares, 23: 35-46.

GARCIA SAN NICOLAS, E., 1957. Estudios sobre la biología, la anatomía y la sistemática del género Iberus Montfort 1810. Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.), 55: 199-390.

IBAÑEZ, M. y ALONSO, M. R., 1978. El género Iberus Montfort 1810 (Pulmonata: Helicidae). 2. Iberus cobosi n. sp. Arch. Moll., 108 (4/6): 193-200.

Haliotis, 11, 1981
p. 15 à 27

ÉTUDE DES PEUPLEMENTS MALACOLOGIQUES D'UNE SUCCESSION VÉGÉTALE POST-CULTURALE

par

Joël ANDRE

Laboratoire de Zoogéographie - Université Paul Valéry - B.P. 5043 - 34032 Montpellier Cedex

ABSTRACT

RESEARCH ON MOLLUSCS COMMUNITIES OF A VEGETAL POST-CULTURAL SUCCESSION

In the vicinity of Montpellier (Hérault) France, in mediterranean bioclimatic area, the author studies malacocenosis in 9 stages of a post-cultural succession, from a vineyard to a coppice of *Quercus pubescens* Willd. 125 years old. This work is based upon researches about the vegetal succession by ESCARRE (1979). The stages of cultural surrender are described and arranged according to a gradient of horizontal and vertical structure of vegetation. Molluscs are extracted from a 0,5 m2 quadrat sample of soil. The problem of the old shells is discussed. The results are expressed by the composition of communities, richness S and abundance of individuals, and compare to other vegetal formations. The structure of communities is studied by SHANNON and WEAVER's diversity $H\alpha$ and evenness J'. These parameters increase with the gradient. The dynamic of communities is appreciated by VR turnover rate (BLONDEL, 1976) and $H'\beta$, beta diversity (WHITTAKER, 1975). VR is of high value between the low and close ligneous stage, and the high ligneous (72 and 125 years old) stage. The barycentre g (DAGET, 1976) and the amplitude of habitat eH' (PIELOU, 1963) show that the dynamic of species is connected with two types of habitat : open herbaceous and close high ligneous ; the alternation being situated in the herbaceous and low ligneous stages, both close. A matrix of similitude between communities (affinity $1 - H'_\beta$) enables : - to built up a dendrogram, joining the succession in two unities herbaceous and low ligneous group and high ligneous group ; - to find again the suggested order of vegetation structure gradient.

I - INTRODUCTION

Peu d'auteurs ont étudié le problème de la dynamique des peuplements de Mollusques le long d'une succession végétale. CAMERON et MORGAN (1975) étudient la malacofaune des premiers stades de la succession d'une pelouse calcaire, dans le Sussex. VALORVITA (1979) envisage le problème de la succession dans une série d'îlots de la Baltique et leur colonisation. BABA (1979) étudie, dans des échantillons alluviaux pleistocènes et actuels, l'importance des successions de Mollusques dans le temps et leur rapport avec les successions végétales. Enfin d'autres auteurs, comme HELLER (1975) envisagent la succession comme élément d'évolution faunistique du genre *Buliminus* en Israël.

Il ne semble pas qu'en Europe, le suivi de l'évolution de la structure des malacocénoses dans une succession post-curale ait déjà été réalisé. C'est pourquoi il nous a paru intéressant d'entreprendre un tel travail (1) dans un parcellaire abandonné de la région de Montpellier. Ce parcellaire comprend des parcelles abandonnées depuis des dates variables, et la surface de celles-ci (quelques ares à quelques hectares) permet l'échantillonnage des Mollusques sans problème. Le regarni naturel en essence forestière est réalisé par le Chêne blanc

(1) travail financé en partie par la D.G.R.S.T., contrat N 674 et le Ministère de l'Environnement, contrat n° 8139.



Parcelle 222 - 1 an



Parcelle 223 - 8 ans



Parcelle 210 - 10 ans



Parcelle 148 - 20 ans

(*Quercus pubescens* Willd.), dominant la physionomie des paysages de cette région. Nos investigations se sont déroulées avec l'aide de phyto-écologues de Montpellier[2] et en particulier grâce à Monsieur J. ESCARRE (1975), qui a établi par ses recherches sur la végétation les fondements nécessaires aux travaux des zooécologues.

II - LE TERRAIN D'ETUDE

1) Le parcellaire du Vialaret

Les parcelles étudiées sont situées sur la commune du Causse de la Selle (Hérault), au hameau du Vialaret, à 30 km au nord-ouest de Montpellier, près de la rivière Hérault. Le Hameau s'étend sur un plateau de calcaire dolomitique, dans une dépression marneuse peuplée de Chêne pubescent. L'ensemble appartient à la région écologique des Hautes garrigues du Montpelliérais (LE FLOCH *et al.* 1972-73) entre; au sud la plaine littorale et au nord les Cévennes. L'altitude est de 250 m, les précipitations moyennes annuelles de 1220 mm (ANDRE, 1975), et la distance à la mer de 40 km. L'essence ligneuse haute dominante est le Chêne blanc (*Quercus pubescens* Willd.) , qui par rapport aux peuplements de Chêne vert (*Quercus ilex*) plus méridionaux, donne une note de fraîcheur au paysage. Cette entité du Vialaret répond par l'unité de son substrat géologique, l'homogénéité du peuplement végétal dominant, la faible anthropisation actuelle et l'appartenance des parcelles à la même unité biogéographique aux exigences que l'on doit se fixer dans un tel travail. Les parcelles étudiées sont groupées dans un espace d'environ 500 m de rayon.

Le choix des parcelles.

Le concept de succession (ESCARRE, 1979 ; BLONDEL, 1979) repose sur deux types d'analyse. L'analyse diachronique consiste à observer au cours du temps les modifications survenant au milieu considéré, avec comme échelle de temps le siècle. L'analyse synchronique définit *a posteriori* différents stades d'évolution de la succession et reconstitue ces étapes dans celle-ci à l'aide d'observation synchrones actuelles. Dans notre cas l'analyse diachronique est impossible et nous devons définir les stades qui soustendent toute notre étude. Pour cela les recherches de J. ESCARRE (1979) sur les successions végétales du Vialaret étaient indispensables et c'est grâce à lui que nous devons cette importante contribution.

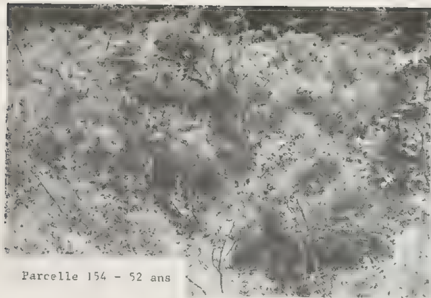
Sur 15 parcelles disponibles, 9 ont été retenues, avec les conseils des phytoécologues. Ce choix a été guidé par l'âge d'abandon d'entretien,(datations effectuées par ESCARRE: dendrochronologie, cadastre, enquêtes) et la structure de la végétation. Les parcelles seront désormais citées par leur numéro de cadastre (section B, Causse de la Selle, le Vialaret). Il reste à les décrire, et rechercher le gradient qui les réunit afin de suivre sur celui-ci la dynamique des communautés de Mollusques.

2) Description des parcelles (fig. 1a et 1b).

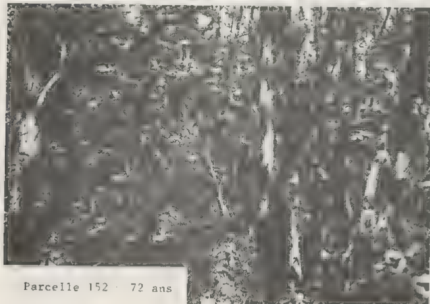
Cette description correspond d'une part à nos observations personnelles pour ce qui concerne la physionomie et la structure de la végétation, et d'autre part au travail d'ESCARRE, pour l'inventaire floristique et les remarques phytoécologiques. Les indications concernant les recouvrements et la structure sont définies dans le Code et relevé méthodique de la végétation et du milieu (GODRON *et al.* 1968).

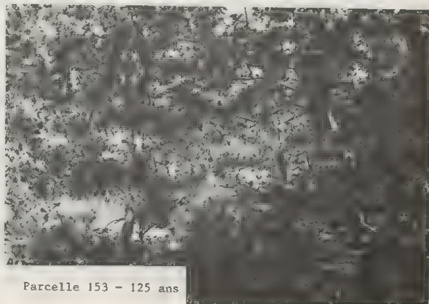
<u>Parcelle 222</u> : vigne avec un seul entretien par an.
On note l'utilisation d'herbicide chimique une fois par an. Le sol est nu à 95 %. La végétation adventice est essentiellement constituée d'annuelles qui fructifient avant les travaux

(2) C.E.P.E.-C.N.R.S. Montpellier


Parcelle 154 - 52 ans


Parcelle 102 - 58 ans


Parcelle 152 - 72 ans


Parcelle 153 - 125 ans

d'entretien, les bisannuelles et vivaces comme la Garance voyageuse (*Rubia peregrina*) sont localisées près des pieds de vigne où la concentration en herbicide est plus faible.

Parcelle 223 : terre cultivée abandonnée depuis 8 ans.
Il s'agit d'une pelouse claire à *Bromus erectus* et *Brachypodium phoenicoides*. Le recouvrement du sol par la végétation (coupée au niveau du sol, GODRON *et al.* cf. supra) est d'environ 20 %. Cette "friche" à graminées est plus ou moins régulièrement incendiée pour assurer son entretien (contiguë à la P. 222).

Parcelle 210 : vigne abandonnée depuis 10 ans. Pelouse.
Cette formation végétale s'enrichit en espèces vivaces, au détriment des annuelles. Les ronces (*Rubus ulmifolius*), le thym (*Thymus vulgaris*), la lavande (*Lavandula latifolia*) le calament népéta (*Calamintha officinalis nepeta*) se développent en taches en plus de la présence de *Brachypodium phoenicoides*. Le recouvrement du sol par la végétation atteint 60 %.

Parcelle 156 : vigne abandonnée depuis 15 ans. Pelouse.
Cette pelouse comme la précédente est marquée par l'envahissement des espèces vivaces et surtout par la forte extension du Brachypode phoenix qui entraîne le dépérissement des ligneux sous arbrisseaux, comme le thym et la lavande. On note cependant dans cette parcelle une forte persistance du thym et de la sariette (*Satureia montana*). Le recouvrement de la végétation est de l'ordre de 40 %.

Parcelle 148 : vigne abandonnée depuis 20 ans. Pelouse fermée.
La physionomie est ici celle d'un envahissement total par deux graminées, excluant pratiquement la présence de toute autre plante. Il s'agit de *Brachypodium phoenicoides* et de *Bromus erectus*. Quelques ligneux bas apparaissent cependant, le genévrier oxycèdre (*Juniperus oxycedrus*) le Chêne vert (*Quercus ilex*) et quelques rares pieds de Genêt scorpion (*Genista scorpius*). Le recouvrement du sol par la végétation est très important, de l'ordre de 80 à 90 %.

Parcelle 154 : ancienne terre cultivée abandonnée depuis 52 ans. Formation ligneuse basse à Genêt scorpion.
Le passage repété du feu et du pâturage permet l'installation de plus en plus conséquente du Genêt scorpion, aux dépens des pelouses (type P. 148). La végétation ligneuse basse se ferme et crée un écran à la lumière qui arrive mal au sol. Avec l'implantation du Genêt scorpion apparaissent les ronces (*Rubus ulmifolius*) et le prunelier (*Prunus spinosa*). Le recouvrement au sol de cette station est 30 % tandis que la phytomasse aérienne (toit) recouvre 90 %. (cf. GODRON *et al.* supra). C'est seulement à partir de ce stade que l'on observe un dépôt de litière ligneuse couvrant environ 30 % du sol.

Parcelle 102 : bois, abandon depuis 58 ans. Taillis clair de Chêne pubescent, sous bois assez clair.
La reconquête des parcelles types 148 et 154 par *Quercus pubescens* se fait par l'intermédiaire de semenciers, situés en bordure, qui portent leurs glands vers l'intérieur de celles-ci. La réussite de la germination, donne naissance à long terme à une formation ligneuse haute, dont le toit va se fermer et modifier les conditions du stade ligneux bas, qui devient sous-bois. La principale conséquence est la disparition du Genêt scorpion qui s'étiole en l'absence de lumière, remplacé par le buis (*Buxus sempervirens*). *Bromus erectus* et *Brachypodium phoenicoides* persistent. La quantité de litière augmente et représente 60 % de recouvrement du sol. La couverture du toit atteint 50 %.

Parcelle 152 : bois, abandon depuis 72 ans. Taillis assez dense de Chêne blanc et de ligneux hauts, sous-bois de ligneux bas assez dense.
La fermeture du toit 70 % de recouvrement entraîne la raréfaction des herbacées, au profit d'espèces de milieux fermés = lierre (*Hedera helix*), garance (*Rubia peregrina*), violette (*Viola alba*), amélanchier (*Amelanchier rotundatus*), aubépine (*Crataegus monogyna*), térébinthe (*Pistacia terebinthus*), filaire (*Phillyrea latifolia*) et buis (*Buxus sempervirens*). Le recouvrement au sol de la végétation est 15 % et 40 % pour la litière

Parcelle 153 : bois, abandon 125 ans. Taillis de Chêne pubescent clairiéré, sous-bois très clair.
En conséquence de la fermeture du toit de la végétation type P. 152, par le Chêne pubescent, le resemis de celui-ci est ralenti, et le milieu s'ouvre à nouveau. Les buis qui avaient remplacé le Genêt scorpion persistent. Il y a recolonisation du sous-bois par *Brachypodium phoenicoides* et *Bromus erectus*. Cette formation ressemble à un prés-bois tellement le taillis est clair. Le recouvrement au sol de la végétation est de 20 % et 45 % pour la litière. Le toit des arbres recouvre 40 % de la surface.

Il nous a semblé fondamental de bien insister sur la description globale des parcelles, puisque nous cherchons un gradient le long duquel établir la succession des peuplements malacologiques, peuplements qui s'organisent dans un univers complexe constitué par l'interfa-

ce, sol-humus-litière-végétation. Cet interface dépend étroitement de l'organisation des strates herbacées, et ligneuses basses ou hautes. Strates qui participent chacune à la production de litière et au filtrage de la lumière jusqu'au sol. Cette action conjuguée "protectrice" est déterminante pour assurer l'existence des mollusques, en région méditerranéenne où le régime pluviothermique saisonnier très contrasté est sélectif.

Ces considérations, nous amènent à choisir comme descripteur général du gradient le degré d'encombrement des différentes strates (recouvrement au sol) et le degré de fermeture du toit de la végétation. Sur ces bases les parcelles s'ordonnent dans l'ordre de la description, avec cependant une inversion pour les deux dernières. La parcelle 153, d'abandon plus ancien que la 152, est plus ouverte que celle-ci. D'ailleurs ESCARRE (1979) souligne qu'à ces stades l'âge d'abandon joue un rôle secondaire et que ce sont surtout la densité et le recouvrement des arbres qui interviennent, paramètres dépendant à leur tour d'autres facteurs. Les parcelles sont notées 1 à 9 dans le sens croissant du gradient (cf. tableau I).

III - L'ETUDE DES COMMUNAUTES DE MOLLUSQUES

1) Récolte du matériel

Nous avons pratiqué au centre de chaque parcelle un échantillonnage sur 0,5 m2. On réalise un grattage superficiel du sol, la végétation étant dégagée. Le prélèvement a lieu en deux ou trois placettes selon la microhétérogénéité de la parcelle. Le traitement au laboratoire est classique il consiste en séchage, flottation, lavages, tamisages, suivi d'un tri manuel à la loupe lorsque cela est nécessaire. Cette technique est utilisée avec quelques variantes selon les auteurs LOZEK (1964), EVANS (1972), CAMERON et MORGAN (1975), PUISSEGUR (1976), BISHOP (1977), REININK (1979), VALOVIRTA (1979), UMINSKI et FOCHT (1979) etc.

2) Les difficultés

La difficulté consiste en l'utilisation des résultats concernant les coquilles adultes fraîches ou vieilles et les coquilles embryonnaires. Nous tenons compte uniquement des adultes, ce qui assure une certaine dispersion des générations à partir des lieux de reproductions et évite des fluctuations due à une forte mortalité juvénile. Les adultes sont séparés en deux classes, frais et vieux, à l'examen de l'aspect de la coquille (CAMERON, 1975). Dans nos calculs, nous tiendrons compte cependant du total des coquilles adultes. En effet, PUISSEGUR (1976) remarque que cette pratique tamponne les mauvaises années climatiques où la reproduction est "faible" avec les bonnes et moyennes années. Nous éliminons d'autre part les très vieilles coquilles, colmatées ou cassées, en n'exploitant que la fraction flottante (après séchage), de l'échantillon. C'est donc cette image moyenne de la démographie que nous exploitons dans nos résultats, image proportionnelle à la réalité inconnue. Sur ce point les auteurs sont partagés. BISHOP (1977) et REININK (1979) mentionnent les coquilles vieilles par un signe particulier, CAMERON et MORGAN (1975) étudient séparément les deux classes. Nous sommes loin des indices très performants des ornithologues.

IV - COMPOSITION, STRUCTURE ET DYNAMIQUE DES PEUPLEMENTS DE MOLLUSQUES

Le tableau I donne les principaux résultats, concernant les paramètres discutés. Pour la suite du développement nous nous sommes reportés principalement aux travaux de BLONDEL (1975, 1976a, 1976b) et LHERITIER (1979) et aux ouvrages plus généraux de : DAGET (1976) LEGENDRE L. et LEGENDRE P. (1979), BLONDEL (1979), BARBAULT (1981) qui donnent une bibliographie complète sur ces problèmes

GRADIENT	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Barycentre	Amplitude d'habitat
PARCELLES	222	223	210	156	148	154	102	153	152		
Ages d'abandon/années	1	8	10	15	20	52	58	125	72		
ESPECES	Densité/0,5m2 - Adultes frais, vieux-Jeunes frais									g	AH
Monacha cartusiana Müll	1		1	1						2,66	2,99
Granopupa granum Drap.		1-9	12-18		3-1					2,95	2,26
Jaminia quadridens Müll		2-46			15+	23+				3,59	2,65
Vallonia costata Müll		39-51	32-16		18-70	32				3,70	3,67
Ferussacia folliculа Gron.				1						4,00	1,00
Pseudotachea splendida Drap.			1-1						1	5,00	1,89
Clausilia rugosa Drap.					1-1					5,00	1,00
Pleuropunctum micropleurum Pag.					68			21		5,70	1,72
Cecilioides acicula Müll	1	1	1+	2+	3-2	5-1	4	3	1-3	5,81	7,63
Monacha cantiana Mont.	+			+	1	2+	1-1			6,20	2,86
Vertigo pygmaea Drap.					14			10-1		6,32	1,98
Vitrea sublimata Reinh.							1			7,00	1,00
Cepaea nemoralis Lin.						2		1-2		7,20	2,86
Helix aspersa Müll						1	1	1	1	7,50	3,99
Pomatias elegans Müll	1	1			3	2	7-7	2-26	3-17	7,71	4,06
Lauria cylindracea da Cost.					1	2			5-3	7,72	2,14
Punctum pygmaeum Drap.	1					15	4	9	31	7,94	3,14
Helicigona lapicida Lin.							1-2	1	1-4	8,22	2,54
Vitrea contracta West	1						5-4	11-6	8-13	8,25	2,90
Clausilia bidentata Ström									10-8	9,00	1,00
Phenacolimax major Fér.									2	9,00	1,00
Cochlostoma patulum Drap.									1	9,00	1,00
Cochostoma septemspirale Raz.									1	9,00	1,00
Ena obscura Müll									1	9,00	1,00
Truncatellina cylindrica Fér.									1	9,00	1,00
RICHESSE TOTALE S = 25	5	5	5	3	10	9	8	9	14		
DIVERSITE Hα	2,32	1,32	1,63	1,50	2,06	2,33	2,49	2,58	2,86		
EQUIREPARTITION J'	0,50	0,28	0,35	0,32	0,44	0,50	0,53	0,55	0,61		

Tableau I. Matrice des distributions d'abondance et valeurs de quelques paramètres de composition et de structure des peuplements de Mollusques le long de la succession. (Pour chaque colonne le nombre de gauche est l'abondance des adultes frais, celui du centre les adultes vieux, et + présence de coquilles embryonnaires fraîches).

1) Composition du peuplement

- <u>La richesse S</u> (uniquement pour les testacés)

Elle correspond pour chaque stade, dans le gradient successionnel, au nombre d'espèces du peuplement. Elle augmente des milieux ouverts aux milieux fermés (P. 222 à P. 152). La parcelle 148, pelouse fermée à *Brachypodium phoenicoides*, possède une richesse nettement supérieure (10) aux autres stades de la même formation. Le stade le plus fermé des formations ligneuses hautes (P. 152) présente la plus forte richesse avec 14 espèces. On doit rester prudent, cependant, sur ces valeurs compte-tenu de nos remarques précédentes (cf. III-2). La richesse des parcelles 222 et 156 est certainement surestimée ? C'est toutefois une information que l'on ne peut rejeter *a priori*, sans pouvoir pour autant la préciser. La littérature européenne renseigne sur la richesse d'un certain nombre de formations végétales dont nous citons quelques résultats.

MASON (1970) indique pour un bosquet de Hêtre planté dans la région d'Oxford ; vers 1820, une richesse de 21 espèces pouvant descendre à 9 lorsque le sous-bois est très encombré.
WÄREBORN (1970) donne pour des chênaies, prés-bois secs et prés-bois humides de Suède méridionale des richesses de 22,37 et 40 espèces.
BISHOP (1977) trouve dans des formations forestières irlandaises sur substrat acide, des richesses variant de 7 à 22.
REININK (1979) met en évidence dans des bois plantés en Frêne, dans les polders de la mer d' Ijssel (Pays-Bas), une augmentation de la richesse pour trois ensembles distincts, de 6 à 12 espèces, vingt ans après la plantation.
SKRZYPCZAK et UMINSKI (1979)donnentles richesses suivantes pour la Pologne : Aulnaie de 52 ans, 15 espèces ; plantation de peupliers de 19 ans, 11 espèces ; forêt mixte à Chêne pédonculé, Bouleau et Pin sylvestre de 100 ans, 5 espèces ; pinède fraîche de Pin sylvestre de 60 ans, 3 espèces.
PUISSEGUR (1976), dans des futaies à Hêtre-Chêne-Charme-Erable de la région de Dijon découvre des richesses variant de 13 à 30 espèces.

Pour les autres formations PUISSEGUR (1976) toujours dans la même région indique de 16 à 30 espèces pour les formations ligneuses basses, 11 à 18 pour les formations herbacées ligneuses basses (type P. 148) et 10 à 16 pour les pelouses. On peut obtenir d'autres indications pour la région de Genève dans FAVRE (1927) et dans RONDELAUD (1979) partiellement, pour le Limousin.

Ce tour d'horizon permet de mieux situer la richesse des parcelles forestières du Vialaret parmi d'autres formations végétales européennes. Celle-ci paraît centrale, entre 3 pour une pinède fraîche de Pin sylvestre et 30 pour des forêts mixtes caducifoliées. Dans un travail complémentaire sur les peuplements malacologiques des formations à Chêne pubescent du Montpelliérais (ANDRE, 1980) la richesse peut atteindre 22 espèces dans des stades ligneux hauts, mais une richesse de 15 reste une bonne moyenne. Enfin l'augmentation de cette richesse avec la complexité croissante du milieu semble être en accord avec les données de PUISSEGUR (cf. supra). Le phénomène semble être général, les peuplements d'oiseaux obéissent aux mêmes règles BLONDEL (1976-1979), LHERITIER (1979).

- <u>L'abondance</u>

Les abondances du tableau I sont les densités pour 0,5 m2 en coquilles adultes fraîches et vieilles.

Dans les parcelles 222 et 156 les effectifs sont particulièrement faibles. Pour la vigne, cela peut être la conséquence directe ou indirecte des herbicides, pour la P. 156 l'on pourrait envisager des actions allélopathiques de la part des végétaux (*Thymus*) par exemple (ESCARRE, 1979) ?

Dans ces décomptes la taille des espèces n'intervient pas, ainsi les petites espèces sont "bien comptées" mais les grosses espèces à test très fragmentable auront une densité toujours faible 1 à 5 pour 0,5 m2 et souvent surestimée (*Helix aspersa* et *Cepaea nemoralis*). Pour

fixer les idées nous avons mis en rapport pour chaque stade les effectifs "raisonnés" et les biomasses estimées à partir de la littérature et calculs personnels.

PARCELLES	222	233	210	156	148	154	102	153	152
EFFECTIF	?	150	82	?	201	84	38	94	115
BIOMASSE en mg	/	3270	4610	/	5250	32690	17640	28960	3040

On constate très simplement l'intervention des grosses espèces à partir de la parcelle 154, citons : *Pomatias elegans, Helix aspersa, Cepaea nemoralis* présents surtout dant les milieux ligneux.

Sur un plan général ces abondances correspondent à ce que l'on trouve dans les Hautes garrigues sous Chêne blanc, mais des espèces comme *Punctum pugmaeum, Vallonia costata, Granopupa granum* peuvent atteindre des densités de 300/0,5 m2. Quant à *Cecilioides acicula,* elle est toujours trouvée en petite quantité malgré sa faible taille : 4 x 0,6 mm. C'est une espèce cavernicole vivant dans les fissures et les galeries de vers, et pouvant descendre jusqu'à 1 m de profondeur (FRÖMMING, 1954). Son abondance, faible constamment, représente donc une information tronquée par le type d'habitat.

2) La structure du peuplement

Pour les notions utilisées dans ce paragraphe se reporter aux ouvrages généraux déjà cités (cf. IV-1).

On utilisera dans cette étude la diversité intra-habitat H_{α} (SHANNON et WEAVER 1949) = $-\sum p_i \log_2 p_i$ et l'équirépartition $J' = \frac{H_{\alpha}}{H_{max}}$.

Pour les parcelles 222 et 223 H_{α} et J' sont suspectes. L'effectif total trop faible entraîne des valeurs de pi n'ayant aucune commune mesure avec la réalité aussi avons nous écarté ces parcelles dans les calculs. Dans ces conditions H_{α} varie de 1,32 à 2,86.

3) Dynamique des peuplements le long du gradient.

- <u>La diversité</u>

Pour envisager la dynamique des communautés on réalise une analyse transversale du tableau I. H_{α} et J' renseignent sur le taux d'occupation croissant des niches : 1,32 à 2,86. Malheureusement la littérature ne donne pas de termes de comparaison, bien que l'indice de diversité ait été utilisé par VALORVITA (1979) et SKZYPGZAK et UMINSKI (1979). Toutefois ces derniers donnent avec l'indice de SHANNON une diversité spécifique de 2,07 pour une forêt mixte caducifoliée de 100 ans. VALORVITA découvre une relation linéaire entre la diversité et cinq stades évolutifs de la végétation de 200 à 2000 ans : pré salé - forêt, avec H_{α}(en logn) de 1,51 à 2,4.

Dans le détail de l'examen de nos résultats, nous remarquons que la parcelle la plus fermée (P. 152) a le plus fort indice et trouve bien sa place comme terme final du gradient.

ESCARRE, sur ce fait, nous apprend que dans ces stades l'âge importe peu. La réouverture du toit et du sous-bois détermine une banalisation du milieu, le nombre de niches disponibles se réduit et n'offre pas de possibilité de recolonisation élevée.

La valeur de H_{α}, on le remarque est importante dès le stade 6 (P. 154). ESCARRE (1979) considère que ce stade développé par le feu est bloqué. Pour nous, ce stade est capital car on commence à y trouver de la litière, et des espèces en limite de répartition méridionale comme *Cepaea nemoralis* (ANDRE, 1980). Il apparaît que pour les Mollusques, cette formation a un rôle charnière entre milieux herbacés et formations ligneuses hautes. Elle assure

le renouvellement de la faune et l'on y remarque une bonne richesse, due à un stock d'espèces provenant de deux ensembles.

- La vitesse de renouvellement : VR

VR = 100 H'_β / I (BLONDEL, 1976a) - H'_β = diversité intra-habitat. I est la différence d'âges entre deux stades

$$H'_{\beta\ 1,2} = H'_{\alpha\ 1,2} - 0,5\ (H'_{\alpha\ 1} + H'_{\alpha\ 2})$$

Le tableau II présente les résultats à titre indicatif, notre échelle de temps I n'étant pas régulière.

PARCELLES	223	210	148	154	102	152	153
GRADIENT	2	3	5	6	7	9	8
AGE	8	10	20	52	58	72	125
I		2	10	32	6	14	53
H'_β		0,03	0,12	0,07	0,54	0,28	0,37
V R		1,5	1,2	0,21	9	2	0,69

Tableau II. Diversité intra-habitat et vitesse de renouvellement.

Toutefois on remarque que la vitesse de renouvellement est lente entre les parcelles 148 et 152 et 153, alors qu'elle est rapide entre 154 et 102, ce qui ajoute à l'intérêt de cette dernière parcelle et sa position clé dans la succession.

4) La dynamique des espèces.

Deux autres paramètres sont utilisés ici : le barycentre = g (DAGET, 1976) et l'amplitude d'habitat AH = $e^{H'}$ (en logn). AH décrit la distribution des espèces dans les stades de la succession, alors que la barycentre est une valeur centrale de cette distribution. Ainsi *Ena obscura* possède une amplitude d'habitat = 1 (un seul stade) et un barycentre = 9 (dans le stade 9). *Cecilioides acicula* présent dans tous les stades a pour amplitude d'habitat 7,63 et pour barycentre 5,81. Cette valeur d'ailleurs correspond à la séparation entre espèces de milieux ouverts (g <5,8) et de milieux fermés (g >5,8). Les grosses espèces *Helix aspersa* et *Cepaea nemoralis* sont dans cette dernière situation.

5) Affinités faunistiques entre les différents stades du gradient.

Afin de regrouper nos différents peuplements par affinité faunistique, nous avons calculé une matrice de similitude (Tableau III) pour les sept parcelles présentant des abondances non criticables. Nous avons utilisé le coefficient d'affinité $1 - H'_\beta$ (BLONDEL, 1976).

Nous avons construit un dendrogramme (β =-0,25)(DAGET, 1976). Celui-ci (fig. 2) regroupe de façon schématique nos principales observations et interprétations. Deux groupes sont opposés : parcelles 223, 210, 148, 154, pelouses et formations ligneuses basses, et les parcelles 102, 153, 152 formations ligneuses hautes. Les deux ensembles sont réunis par un coefficient de similitude faible. A l'intérieur du premier groupe on note la forte liaison entre P. 223 et P. 210, pelouses claires, puis plus faible avec P. 148 pelouse fermée. La Génistaie, P. 154, est transitoire mais reste liée au groupe précédent. Pour les formations ligneuses hautes, les parcelles 102 et 153 ont une bonne similitude, alors que la 152 (plus

fermée) est moins affine. On retrouve, on le voit, par un canal différent, l'ordination proposée pour traduire au mieux l'évolution de la structure des peuplements de Mollusques. CAMERON et MORGAN avaient déjà utilisé ce procédé en 1975 pour regrouper les malacofaunes d'une succession prairiale près d'Oxford.

PARCELLES	223	210	148	154	102	153
223						
210	0,97					
148	0,65	0,88				
154	0,27	0,43	0,93			
102	0,72	0,57	0,57	0,45		
153	0,01	0,14	0,57	0,57	0,78	
152	0,11	0,10	0,22	0,30	0,71	0,62

Tableau III. Matrice de similitude de coefficient d'affinité 1 - H'$_\beta$

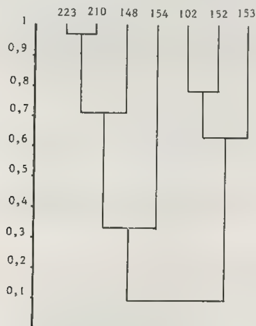


Figure 2 - Dendrogramme d'affinité des peuplements malacologiques (β =-0,25).

V - CONCLUSION

L'étude de cette succession post-culturale, en région méditerranéenne, apporte un certain nombre d'éléments nouveaux, sur l'évolution de la structure et de la composition des communautés malacologiques. Nous avons montré, aussi, que l'analyse phytoécologique était indispensable pour établir la succession des Mollusques sur un gradient biotique. Ceux-ci ne sont pas sensibles directement à l'âge de la formation végétale, mais à sa structure. A ce sujet, l'inversion des parcelles 152 et 153 dans le gradient déterminé est significatif.

Les paramètres de composition de peuplement comme la richesse S croissent avec la complexité du milieu. Pour les effectifs totaux par stade, l'interprétation est plus difficile, la taille des espèces intervient à l'inverse des effectifs. Une première estimation indique que la structure pondérale pour chaque stade est en faveur des ligneux hauts. Mais nous restons prudents dans ces calculs de biomasse, car malgré notre choix de prise en compte justifié des coquilles adultes fraîches et vieilles, le problème reste posé.

Les paramètres de structure H'α et J' varient dans le même sens que la richesse. Mais comme CAMERON (1975), nous sommes désarmés de ne pouvoir comparer nos résultats avec ceux d'autres auteurs dans des successions équivalentes. Par contre les ornithologues présentent souvent ce type d'approche. Nous ne pouvons pas toutefois comparer finement nos donnée à celles de nos collègues vertébristes pour des raisons évidentes de systématique. D'autre part les Mollusques n'exploitent pas le même univers écologique que les oiseaux. Cependant, il semble bien qu'un point commun à ces deux groupes soit la sensibilité à l'hétérogénéité spatiale du biotope (BLONDEL, 1979).

Sur les problèmes liés à la niche écologique, largeur et chevauchement de niche nous ne pouvons donner aucune précision (BLONDEL, 1979 ; BARBAULT, 1981). On ignore presque tout des régimes alimentaires des Mollusques terrestres de France. De même les stratégies adaptatives liées à la démographie des espèces demeure inconnue. Il n'en reste pas moins que les Mollusques terrestres seraient un matériel de choix pour étudier ces variables.

Sur le plan spécifique, enfin, nous avons pu mettre en évidence que le "stock" d'espèces étudiées avait pour "centre de gravité" l'espèce généraliste souterraine *Cecilioides acicula*. D'autre part la formation végétale ligneuse basse à *Genista scorpius* est le point d'articulation de la succession, fait que nous avons mis en évidence par la construction d'un dendrogramme.

Il serait intéressant de poursuivre à présent ce type d'étude dans des successions du monde méditerranéen, c'est ce que nous comptons entreprendre dans le Pin d' Alep *Pinus halepensis* et le Chêne vert (*Quercus ilex*).

Remerciements : Ils s'adressent à J. ESCARRE pour son accueil sur le terrain et ses conseils, à Olivia PIETRELLI pour la frappe du manuscrit et Dominique DUVERNE pour la traduction de l'abstract.

BIBLIOGRAPHIE

ANDRE, J., 1975.- Ecologie du Gastéropode terrestre *Cepaea nemoralis* Linné en Languedoc et en Roussillon. *Vie et Milieu*, 25 (1) : 17-47.

ANDRE, J., 1980.- Les peuplements de Mollusques terrestres des formations végétales à *Quercus pubescens* Willd. du Montpelliérais. Premiers résultats.*Malacologia*, à paraître.

BABA, K., 1979.- Die Sukzession der Schneckenzönosen in den Wäldern des Alföld und die Methoden zum studium der Sukzession. *Malacologia*, 18 : 203-210.

BARBAULT, R., 1981.- *Ecologie des populations et des peuplements*.Masson, Paris 200 p.

BISHOP, M.J., 1977.- Approches to the quantitative description of terrestrial Mollusc populations and habitats. *Malacologia*, 16 (1) : 61-66.

BISHOP, M.J., 1977.- The Mollusca of acid woodland in west cork and Kerry. *Proceedings of the Royal Irish Academy*, 77 (B) 13 : 227-244.

BLONDEL, J., 1975.- L'analyse des peuplements d'oiseaux, éléments d'un diagnostic écologique. I. La méthode des échantillons fréquentiels progressifs (E.F.P.). *La Terre et la Vie*, 4 : 533-589.

BLONDEL,J., 1976a.- L'influence des reboisements sur les communautés d'oiseaux, l'exemple du Mont Ventoux. *Annales des Sciences forestières*, 33 (4) : 221-245.

BLONDEL,J., 1976b.- Stratégies démographiques et successions écologiques. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 101 (4) : 695-718.

BLONDEL,J., 1979.- *Biogéographie et écologie.* Masson, Paris, 173 p.
CAMERON, R.A.D., MORGAN-HUNS, D.I., 1975.- Snail fauna in the early stages of a chalk grassland succession. *Biol. J. Linn. Soc,* 7 ; 215-229.
DAGET,J., 1976.- *Les modèles mathématiques en écologie.* Masson, Paris, 172 p.
ESCARRE BLANCH, J., 1979.- Etude des successions post-culturales dans les Hautes garrigues du Montpelliérais. Thèse doctorat 3ème cycle Montpellier, 134 p.
EVANS, J.G., 1972.- *Land snails in archeology.* Seminar Press, London, 436 p.
FAVRE, J., 1927.- Les Mollusques du bassin de Genève. *Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève,* 10 (3) : 171-434.
FRÖMMING, E.,1954.- *Biologie der mitteleuropäischen Landgastropoden.* Duncker et Humblot, Berlin 440 p.
GODRON, M., DAGET, Ph., EMBERGER, L., LE FLOC'H, E., LONG, G., POISSONET, J., SAUVAGE, Ch., WACQUANT, J.P., 1968.- *Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu.* C.N.R.S., Paris, 197 p.
HELLER, J., 1975.- The taxonomy, distribution and faunal succession of *Buliminus* in Israël. *Zoological Journal of the Linnean Society,* 57 (1) : 1-57.
LE FLOC'H, E., GODRON, M., LONG, G., POISSONET, J., et coll., 1972-73.- *Cartographie de la végétation et de son écologie, in* Atlas régional du Languedoc-Roussillon, Berger-Levrault, Paris, 3 cartes.
LEGENDRE, L., LEGENDRE, P., 1979.- *Ecologie numérique.* Masson, Paris, 2 tomes, 444 p.
LHERITIER, J.N., DEBUSSCHE, M., LEPART, J., 1979.- L'avifaune nicheuse des reboisements de Pin noir du Causse Méjean. *L'oiseau et revue française d'ornithologie,* 49 (3) : 185-211.
LLOYD, M., et GHELARDI, R.J., 1964.- A table for calculating the "equitability" component of species diversity. *J. Animal Ecol.,* 33 : 217-225.
LOZEK, V., 1964.- *Quartärmollusken der Tschechoslowakei.* Akademie der Wissenschaften, Prague 407 p.
MASON, C.F., 1970.- Snail populations, Beech litter production, and the role of snails in litter decomposition. *Oecologia (Berlin),* 5 : 215-239.
PIELOU, E.C., 1969.- *An introduction to mathematical ecology.* Wiley Interscience., London 286 p.
PUISSEGUR, J.J., 1976.- *Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne.* Doin, Paris, 277 p.
REINÏNK, K., 1979.- Observations on the distribution of land snails in the woods of the Ijsselmeer polders. *Basteria* 43 : 33-45.
RONDELAUD, D., et BADIE, A., 1979.- Composition systématique et structure écologique du peuplement malacologique des prairies de la Haute-Vienne. *Bulletin d'Histoire Naturelle de Toulouse,* 115 (3-4) : 323-334.
SHANNON, C.E., WEAVER, W., 1949.- *The mathematical theory of communication.* Univ. of Illinois Press, Urbana.
SKRZYPCZAK, E., et UMINSKI, T., 1979.- Land gastropods of the forestry Sekocin. *Fragmenta faunistica,* 25 (3) : 21-35.
UMINSKI, T., et FOCHT, U., 1979.- Population dynamics of some land gastropods in a forest habitat in Poland. *Malacologia,* 18 : 181-184.
VALOVIRTA, I., 1979 .- Primary succession of land molluscs in an upliftarchipelago of the baltic. *Malacologia,* 18 : 169-176.
WÄREBORN, I., 1970.- Environnemental factors influencing the distribution of land molluscs of an oligotrophic area in southern Sweden. *Oikos* 21 : 285-291.
WHITTAKER, R.H., 1975.- *Communities and ecosystems.* Mac milan, New York. 162 p.

HALIOTIS, 11, 1981
p 29 à 35

SIGNIFICATION ECOLOGIQUE DE QUELQUES GASTEROPODES CAECIDAE DES COTES DE PROVENCE

par

Patrick M. ARNAUD+ et Claude POIZAT++

+ Station marine d'Endoume, 13007 Marseille
++ Faculté des Sciences St. Jérôme, Laboratoire de Biologie marine, 13397 Marseille Cedex 13

ABSTRACT

ECOLOGICAL INTERPRETATION OF SOME MEDITERRANEAN CAECID GASTROPODS

Until now, very little ecological data on Caecid Gastropods had been available, as a result of sorting problems. By means of a new technique, it has been possible to obtain representative sampling of Caecids from various sandy biotopes in the gulf of Marseille. This material is used as a basis for ecological interpretation of the three species involved : *Caecum subannulatum, C. auriculatum* , and *C. trachea.* The pollution which attains some of these biotopes seems to be responsible for the decline, or even disappearance, of Caecid Gastropods.

MOTS CLEFS

Gastropoda, Prosobranchia, Caecidae, Mesopsammon, Méditerranée, Ecologie.

INTRODUCTION

Très peu de données écologiques sont disponibles sur les Caecidae. Ceci parce qu'il est techniquement difficile d'obtenir un matériel représentatif des effectifs réels de cette famille. Grâce à une méthode efficace mise au point récemment, il est enfin possible d'analyser la distribution de plus de 2000 spécimens vivants de trois espèces de Caecidae, dans les biotopes sableux infra- et circalittoraux de la région marseillaise.

MATERIEL ET METHODES

Nos recherches sur les Caecidae ont été faites dans le cadre plus général d'une étude des Gastéropodes mésopsammiques (Opisthobranches et Prosobranches). Elles se basent sur l'étude saisonnière, en 1975-1976, de 16 stations du golfe de Marseille (Arnaud & Poizat, 1979).

Les techniques de récolte, de conditionnement et de conservation du sédiment, ainsi que d'extraction du mésopsammon vivant ont été détaillées dans des travaux précédents (Poizat, 1975, 1978) et ne seront pas décrites ici.

De même, on supposera connues la méthode d'étude qualitative des biocoenoses macrobenthiques de substrat meuble (Picard, 1965) , ainsi que les définitions qui s'y rattachent concernant l'abondance, la dominance et la signification écologique des espèces : caractéristiques exclusives, préférentielles, accidentelles et accompagnatrices (sabulicoles, gravellicoles, etc.).

Selon cette méthode, chaque espèce ou groupe est affecté d'une valeur d'"abondance" (Am) qui correspond au nombre d'individus vivants extraits d'un "volume minimum" de 50 dm^3 de sédiment. Les valeurs d'abondance, présentées dans le tableau 1, sont des valeurs moyennes

calculées sur l'ensemble des prélèvements saisonniers effectués dans les divers biotopes pendant la période d'étude.

Conformément à la méthode de Picard, les abondances conduisent pour chaque espèce ou groupe au calcul d'un indice de "dominance" (Dm),(tabl. 1).Pour les groupes, cet indice est un pourcentage obtenu en rapportant l'abondance de chaque groupe à l'abondance du mésopsammon total ; mais pour chaque espèce de Caecidae, cet indice exprime le pourcentage par rapport à l'abondance totale de la famille (et non par rapport à l'abondance du mésopsammon total).

Les stations d'étude écologique des Caecidae ont été choisies selon 3 critères :

- leur cadre biocoenotique dans les fonds meubles dragables entre Marseille et Cassis (Fig.1) ; ce cadre a beaucoup évolué depuis 1963 (Picard, 1965) du fait de l'extension de la nappe de pollution liée à l'émissaire de Marseille-Cortiou (Bellan *et al.*, 1975) et du fait d'une baisse très sensible de l'hydrodynamisme marin entre 1970 et 1976 sous l'effet de changements météorologiques (Bourcier, 1976 ; Poizat, 1978).
- leur situation géographique, soit dans la baie de Marseille où la pollution est forte et déjà ancienne ; soit à l'extérieur de la baie où la pollution est plus récente, bien que localement accusée (Fig.1).
- leur exposition à l'un des vents dominants dont dépend l'hydrodynamisme. Ce facteur a pu être apprécié par sédimentométrie, en calculant le mode, l'indice de Trask, $So = \sqrt{\phi 25/\phi 75}$ et l'envasement. Les stations d'étude ont été ainsi classées en fonction de degrés croissants de l'hydrodynamisme marin (Tabl. 1).

Grâce aux méthodes de tri utilisées il a été possible d'obtenir pour la première fois un très abondant matériel de cette famille des Caecidae. L'ensemble de ce matériel a été déterminé par l'un de nous (P.M.A.) qui y a reconnu trois espèces : deux espèces communes, *Caecum auriculatum* Folin, 1867 et *C. subannulatum* Folin, 1869, et une espèce moins abondante : *C. trachea* (Montagu, 1803). Chacune de ces espèces est représentée par divers stades de développement.

Les variations saisonnières d'effectif de ces stades aux différentes stations ont fait l'objet d'une étude précédente (Arnaud & Poizat, 1979). Compte tenu du but de la présente note les effectifs mentionnés ici pour chaque espèce de Caecidae (Tabl. 1) ne distinguent pas les stades de développement.

RESULTATS ET INTERPRETATIONS

Classement des biotopes en fonction de l'abondance des Caecidae

Les valeurs d'abondance moyenne des Caecidae (Tabl. 1) donnent quelques éléments d'appréciation du milieu le plus favorable à chaque espèce. On a défini ainsi quatre "qualités" de milieu :

- Des milieux "très favorables" aux Caecidae (Am > 1400). Il s'agit de milieux à hydrodynamisme fort, occupés par un peuplement macrobenthique référable à la biocoenose SGCF (fig.1), et dont le mésopsammon est abondant (Am > 30 000), riche en Copépodes et assez pauvre en Polychètes et Nématodes par suite de l'absence de fractions fines dans le sédiment. Ce sédiment est un gravier très bien trié non envasé (station 27, au débouché de la calanque de Port Miou, tabl.1).

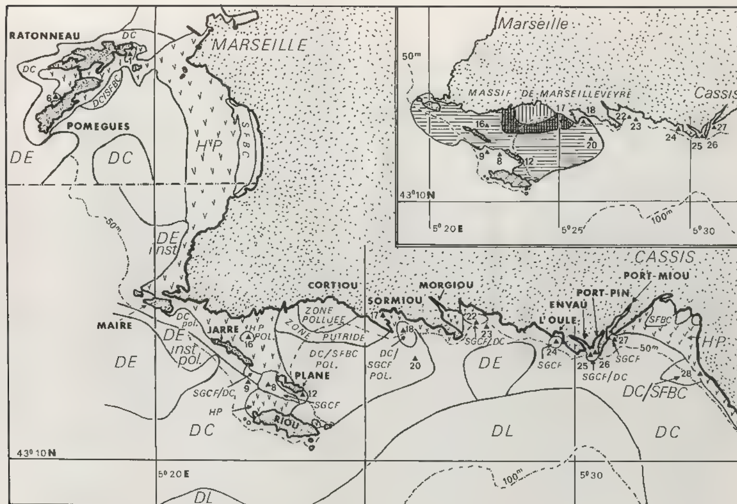


Figure 1.- Cadre biocoenotique des stations de Caecidae : Au nord du trait —··—, état 1963 (Picard, 1965) ; au sud, état 1973 (Bellan et al., 1975) : DC = biocoenose des sables Détritiques Côtiers ; DE = biocoenose des sables Détritiques Envasés ; DL = biocoenose des sables Détritiques du Large ; HP = biocoenose des Herbiers de Posidonies ; SFBC = biocoenose des Sables Fins Bien Calibrés ; SGCF = biocoenose des Sables Grossiers et fins graviers sous influence de Courants de Fond ; inst.= instable ; pol. = pollué. Cartouche : extension de l'auréole de pollution aux alentours du grand collecteur de Marseille-Cortiou : hachures verticales = zone polluée ; quadrillé = zone putride ; hachures horizontales = zone subnormale.

- Des milieux "favorables" (Am compris entre 200 et 1400. Ce sont des milieux à hydrodynamisme élevé ou fort : station 8 (dans la passe Plane-Riou) où l'hydrodynamisme est légèrement inférieur à celui de la station 27 ; station 24 (au débouché de la calanque de l'Oule) où l'hydrodynamisme est sans doute un peu excessif, même pour les Prosobranches.

- Des milieux "peu favorables" (Am compris entre 10 et 200) où l'hydrodynamisme est moyen ou peu élevé, et dont le fond est occupé par divers degrés de mélange des biocoenoses SGCF et DC. Les sédiments y sont représentés par des sables peu grossiers ou grossiers, plus ou moins envasés et plus ou moins hétérogènes. Le mésopsammon peut y être abondant ou non, souvent plus riche en Polychètes et en Nématodes que dans les deux cas précédents. Ce sont les stations 6, 16, 22, 25 et 26.

- Des milieux "défavorables" (Am $<$ 10). Ce sont des fonds à hydrodynamisme faible : stations 12, 17, 18, 20 et 28.

Signification écologique des trois espèces de Caecidae

Compte tenu des données sédimentométriques et biocoenotiques et des valeurs d'abondance/dominance (Tabl.1), il est possible de préciser la signification écologique des Caecidae.

- *CAECUM SUBANNULATUM* et *C. AURICULATUM*

D'un point de vue écologique, ces deux espèces se distinguent difficilement : elles sont en effet généralement observées dans les mêmes milieux. Leur répartition bathymétrique est analogue dans les limites des stations où elles ont été recherchées, entre 11 et 45 m de profondeur. On remarque toutefois, au travers des milieux où il est présent que *C. auriculatum* supplante *C. subannulatum* (Tabl. 1), avec une dominance de 60%, dans les milieux favorables aux Caecidae, chaque fois que le sédiment comporte une fraction dominante de sables grossiers et fins graviers. Pour cette raison et conformément à la définition de Picard, *C. auriculatum* doit être considéré comme une espèce *gravellicole caractéristique préférentielle de la biocoenose SGCF*. En effet, aux stations 24 et 27 (graviers occupés par la biocoenose SGCF) elle figure avec des dominances respectives de 75,68% et 78,53%, alors qu'à la station 1 (biocoenose DC plus ou moins polluée) elle n'a qu'une dominance de 20,59%. Au contraire, *C. subannulatum*, avec sa dominance de 61,76% à cette station 1, peut être considérée comme une espèce *gravellicole caractéristique préférentielle de la biocoenose DC*. Elle figure, en effet, dans les graviers des stations 24 et 27 avec des dominances respectives de 24,32 et 21,42%.

- *CAECUM TRACHEA*

Cette espèce, peu abondante dans l'ensemble des milieux analysés, ne s'y reproduit guère. Toutefois, elle a une forte dominance (66,67%) à la station 6 (sable grossier) et une dominance non négligeable (17,65%) à la station 1 (sable peu grossier).

A l'extérieur de la baie de Marseille, son abondance n'est importante dans aucune des stations. Elle n'y présente une dominance notable (supérieure à 10 ou 15%) que dans des milieux situés à proximité immédiate des Herbiers de Posidonies ou de ce qu'il en reste. C'est la raison pour laquelle *C. trachea* apparaît plutôt inféodé aux Herbiers de Posidonies ou, tout au moins, aux sables et graviers qui en dépendent (Arnaud & Poizat, 1979). Nous

	Baie de Marseille		Extérieur de la baie de Marseille													
Hydrodynamisme	moyen	peu élevé	faible					moyen				peu élevé		élevé	fort	
Station	1	6	17	20	28	12	18	23	22	9	26	25	16	8	27	24
Profondeur (m)	11	20	5	75	7	16	35	45	30	37	40	45	16	17	20	25
Biocoenose	DC pol	DC/SGCF	SFBC	DE	SFBC	SFBC	DC env	DC env	SGCF/DC	SGCF/DC	SGCF/DC	SGCF/DC	SGCF/DC	SGCF	SGCF	SGCF
Sédiment																
- Mode (mm)	0.732	1.215	0.125	0.071	0.285	0.346	0.140	0.890	0.800	0.760	0.732	0.672	1.078	1.212	2.205	3.550
- Trask	1.75	1.58	1.15	1.80	1.30	1.26	2.79	2.67	2.12	1.67	1.49	1.57	1.55	1.36	1.32	1.30
- Envasement (%)	0.73	0.67	0	14.84	0	0.04	8.24	5.18	4.55	1.13	0.18	1.27	0.18	0	0	0
- Nature	SPG BT TPE	SG BT TPE	SF TBT NE	SF ABT TE	SM TBT NE	SM TBT TPE	SF MT E	SG MT E	SG ABT ME	SG BT PE	SPG TBT TPE	SPG BT PE	SG BT TPE	SG TBT NE	G TBT NE	G TBT NE
Mésopsammon																
- Dm : Prosobranches	0.25	0.20	-	-	-	0.11	1.25	-	3.82	0.17	0.17	0.21	0.25	2.51	5.98	3.22
Opisthobranches	1.34	0.02	-	-	-	0.02	0	-	0.16	0.14	0.71	0.86	1.48	0.78	0.83	0.20
Autres Mollusques	0.25	0.20	-	-	-	0	0	-	0.16	0.13	0.03	0.07	0.07	1.32	0.41	0.56
Autres groupes	98.16	99.53	-	-	-	99.85	98.73	-	95.86	99.55	99.08	98.86	98.19	95.38	92.78	96.00
- Am	24506	29070	-	-	-	14813	960	-	3768	28834	43027	38563	28307	23035	32392	15902
Caecidae (Caecum)																
- Dm : *C. subannulatum*	61.76	27.78	0	0	0	41.18	0	0	71.43	40.00	21.21	40.91	32.50	58.16	21.42	24.32
C. auriculatum	20.59	5.53	0	0	0	47.06	0	0	0	53.33	75.76	59.09	65.00	41.34	78.53	75.68
C. trachea	17.65	66.67	0	0	0	11.76	0	0	28.57	6.67	3.03	0	2.50	0.50	0.05	0
- Am	26	54	0	0	0	9	0	0	42	27	50	33	40	406	1411	222

Tableau 1.- Données synthétiques sur les stations de récolte des Gastéropodes Caecidae : Abondance moyenne (Am/50 dm3 sable) et dominance moyenne (Dm %) des divers groupes mésopsammiques et des espèces de Caecidae - Biocoenoses (cf. fig. 1)

<u>Sédiments</u> :

G = Graviers	ABT = Assez Bien Trié	E = Envasé
SF - Sable Fin	BT = Bien Trié	ME = Moyennement Envasé
SG = Sable Grossier	MT Mal Trié	N - Non Envasé
SM = Sable Moyen	TBT Très Bien Trié	PE - Peu Envasé
SPG = Sable Peu Grossier		TPE - Très Peu Envasé

attribuons donc à cette espèce une *écologie de type gravellicole*.

Conclusion : influence de la pollution sur les Caecidae

L'évolution générale constatée dans l'ensemble des milieux peut se résumer comme suit : parallèlement aux changements météorologiques de ces dix dernières années, on relève une baisse générale de l'hydrodynamisme dans les diverses stations. Corrélativement, on note la régression de certains Gastéropodes mésopsammiques. Par exemple, *Caecum trachea* qui, sans être particulièrement recherché dans les stations jusqu'en 1975, avait montré un effectif important à la station 6 (baie de Pomègues-Ratonneau) et dans l'ensemble des sédiments bordant immédiatement les Herbiers de Posidonies : station 2 (SW de la passe If-Ratonneau), stations 4 et 5 (au débouché des criques de la côte nord de l'île Ratonneau) et enfin au nord de l'île Jarre (station 16). Or en 1976, cette espèce est devenue extrêmement rare, voire totalement absente.

Depuis 1979, sa recherche est restée vaine dans le golfe de Marseille ; elle n'a été récoltée en 1980 qu'à l'île de Port Cros dans des graviers bordant les herbiers de Posidonies ou inclus dans ceux-ci. Ces milieux du Parc National de Port Cros étant encore relativement épargnés par la pollution (éloignement des complexes portuaires ou urbains) suggèrent que la raréfaction des Caecidae dans la région marseillaise peut être une conséquence de la pollution.

En effet, nos élevages montrent qu'il est pratiquement impossible de maintenir en vie des Gastéropodes mésopsammiques au-delà de quelques heures si l'eau de mer d'un circuit fermé vient en contact avec des parties métalliques : pompes, tubulures d'un refroidisseur d'eau, etc. (Poizat, 1972). De plus, les mesures de métaux (Cuivre, Cadmium et Plomb considérés parmi les plus toxiques) faites sur des sédiments provenant de quelques stations montrent des teneurs importantes (tabl.2). Cette pollution "invisible" atteint des milieux en apparence non pollués, du fait de leur condition de fort hydrodynamisme (stations 8, 9, 12, 25, 26 et 27). Enfin, des mesures analogues effectuées sur le mésopsammon lyophilisé de ces stations y font apparaître, en général, une plus forte concentration de ces métaux lourds que celle notée dans le sédiment.

	Sable			Mésopsammon		
Station	Cu	Cd	Pb	Cu	Cd	Pb
1	5.75	9.00	96.40	23.90	13.50	42.70
8	5.75	7.65	7.15	22.25	8.80	30.20
9	6.75	7.65	21.40	16.65	11.75	33.85
12	5.75	6.95	10.70	8.90	9.40	14.20
25	4.80	7.65	3.55	7.75	8.25	14.20
26	4.80	6.95	17.85	13.30	8.80	21.30
27	4.80	6.25	25.00	23.30	9.40	44.40

Tableau 2. Concentration des métaux lourds accumulés dans les sédiments (Cu, Cd et Pb en ppm) par le mésopsammon dans diverses stations de la région marseillaise (Poizat, 1978).

En conséquence, l'hypothèse selon laquelle la disparition ou la régression récente de certains Gastéropodes mésopsammiques serait liée à la pollution (notamment par les métaux lourds) n'est pas à écarter. Mais la raréfaction de *C. trachea*, espèce gravellicole plus ou moins inféodée aux Herbiers de Posidonies peut résulter aussi bien de la destruction de son habitat (régression des Herbiers du golfe de Marseille) que d'un effet létal direct de la pollution.

Ajoutons cependant que la disparition de *Caecum trachea* des secteurs étudiés peut aussi n'être que momentanée et liée à un cycle pluriannuel comme on en observe parfois chez les Nudibranches qui abondent certaines années et sont très discrets certaines autres.

REFERENCES

ARNAUD, P.M., et POIZAT, C., 1979. Données écologiques sur des Caecidae (Gastéropodes Prosobranches) du golfe de Marseille. *Malacologia*, 18 : 319-326.

BELLAN, G., KAÏM-MALKA, R.A., et PICARD, J., 1975. Evolution récente des différentes auréoles de pollution marine des substrats meubles liés au grand collecteur de Marseille-Cortiou. *Bull. Ecol.*, 6 (2) : 57-66.

BOURCIER, M., 1976. Economie benthique d'une baie méditerranéenne largement ouverte et des régions voisines en fonction des influences naturelles et humaines. *Univ. Aix-Marseille II, Thèse Doct. Sci.* : 1-211.

PICARD, J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines de substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 52 (*Bull.* 36) : 1-160.

POIZAT, C., 1972. Méthodes d'élevage des Gastéropodes Opisthobranches de petites et moyennes dimensions. Mise au point d'un circuit fermé en eau de mer. Premiers résultats. *Téthys*, 4 (1) : 251-268.

——, 1975. Technique de concentration des Gastéropodes Opisthobranches mésopsammiques en vue d'études quantitatives. *Cah. Biol. mar.*, 16 : 475-481.

——, 1978. Gastéropodes mésopsammiques de fonds sableux du golfe de Marseille : écologie et reproduction. *Univ. Droit Econ. Sci. Aix-Marseille, Thèse D.ct. Sci.*, 1 : 1-301 ; 2 : fig. 1-84, pl. 1-17.

Haliotis, 11, 1981
p. 37 à 45

LES FAUNES ARENIGIENNES (ORDOVICIEN INFERIEUR) DE LA MONTAGNE NOIRE (FRANCE) ET LA PHYLOGENIE DES MOLLUSQUES BIVALVES PRIMITIFS

par Claude BABIN

Laboratoire de Paléontologie et de Stratigraphie du Paléozoïque et GRECO n° 130007 du C.N.R.S.
Faculté des Sciences, 6. Avenue le Gorgeu - 29283 BREST CEDEX

ABSTRACT

The Arenigian faunas from Montagne Noire (France) and the phylogeny of the primitive Mollusks Bivalvia. The debate about the significance of *Fordilla* as the possible earliest bivalvia is summarized. The dentition of three genera (*Ekaterodonta* nomen nudum, *Pradesiana* nonem nudum and *Redonia* ROUAULT) from the Montagne Noire (South of France) is described. The conclusion is that there is a plausible phylogeny from the Fordilloids to the actinodont dentition and then, from that one, a radiation which realized the varied types known during the Lower Paleozoic. This radiation took place as soon as early Ordovician or before.

Longtemps délaissés des paléontologistes, les Bivalves paléozoïques connaissent un regain d'intérêt depuis moins d'une décennie. Que des discussions, souvent passionnées, puissent être engagées à propos de leur origine témoigne de l'amélioration de la documentation les concernant ou, à tout le moins, d'un renouveau des réflexions que suscite cette question. Ce vaste ensemble malacologique, toujours florissant, se montre, en effet, très diversifié et cosmopolite dès l'Ordovicien moyen (Llanvirn-Llandeilo) tandis que les informations à son sujet dans les terrains plus anciens, demeurent éparses et ponctuelles. Les formations cambriennes n'ont livré que des faunes épisodiques dont l'interprétation pélécypodienne reste controversée ; nous y reviendrons. L'Ordovicien inférieur (Tremadoc-Arenig) est assez peu propice aux collectes de Bivalves. Décrivant en 1977, des faunes de Pélécypodes de l'Ordovicien australien, Pojeta & Gilbert-Tomlinson peuvent écrire par exemple "The fauna helps fill in knowledge elsewhere in the world, Early Ordovician to early Middle Ordovician" et les auteurs décrivent notamment cinq espèces attribuées à cinq genres dans le Grès de Pacoota de l'Arenig australien. Leur affirmation est pourtant excessive puisqu'une région d'Europe occidentale au moins, la Montagne Noire (Sud de la France), a livré des faunes relativement riches et variées de Bivalves infraordoviciens décrits en partie par Thoral dès 1935. L'étude, en voie d'achèvement, des collections anciennes et récentes fournira sous peu un aperçu systématique exhaustif de ces faunes du Sud de la France. Qu'il me soit permis déjà de présenter ici une brève contribution au problème de l'organisation des dentures de ces Bivalves primitifs. Il est utile de résumer auparavant l'enjeu des discussions très actuelles (1973-1981, ...) relatives à l'origine et à la phylogénie des premiers Pélécypodes.

LE PROBLEME DE L'ORIGINE DES BIVALVES

Irritant problème s'il en est, celui de l'origine des grands groupes d'Inverté-

brés suscite depuis quelques années un intérêt renouvelé (cf. House, 1979) auquel n'ont pas échappé les Bivalves. Il en est pourtant de ce groupe comme des autres ; peu documenté, donc propice à toutes les spéculations, le sujet ne reçoit pas encore de solution recueillant l'unanimité. L'opportunité de la question se traduit néanmoins par les nouvelles prospections qu'elle induit. Révisions détaillées et descriptions minutieuses se révèlent ainsi beaucoup plus riches d'enseignements que ne laissait supposer a priori l'état fruste du matériel cambrien. Une parfaite illustration est fournie par la qualité du débat engagé autour de la signification qu'il convient d'accorder à *Fordilla*. Considéré par Pojeta & *alii* (1973) comme le plus ancien Bivalve connu, ce petit fossile du Cambrien inférieur a été l'objet, depuis, de plusieurs examens méticuleux (Pojeta, 1975, 1978 ; Pojeta & Runnegar, 1974 et leur contradicteur Yochelson, 1981). Rappelons que pour Pojeta (1980), les Bivalves dérivèrent de Rostroconches (type *Heraultipegma*) et que les premiers d'entre eux furent représentés par *Fordilla* ou des formes voisines. Les arguments de morphologie comparative n'ont pas convaincu Yochelson. Cet auteur estime en effet que plusieurs caractères de *Fordilla* restent atypiques (empreintes musculaires, denture, absence de sillon ligamentaire) au sein des Bivalves et s'accordent mal avec l'hypothèse d'un Pélécypode ancestral. Il convient pourtant de souligner que le problème de la denture s'est sensiblement modifié durant ces dernières années. *Fordilla* fut d'abord considéré comme une forme édentule mais Krasilova (1977) a présenté avec *Fordilla sibirica* de l'Atdabanien de Sibérie une denture simple dont Babin & Le Pennec (1981) ont souligné les analogies avec celle de Bivalves de l'Ordovicien inférieur , *Babinka* et *Coxiconcha*. La description par Jell (1980) d'une nouvelle forme, *Pojetaia*, du Cambrien inférieur d'Australie du Sud, montre un Fordilloïde à denture également bien développée. L'équipement dentaire réduit de ces petites coquilles bivalves n'est donc nullement incompatible avec leur appartenance à la classe des Pélécypodes et il est des Bivalves de taille beaucoup plus grande, comme *Coxiconcha*, qui offrent une denture très obsolescente.

Yochelson a,par ailleurs, insisté à diverses reprises sur l'importance du hiatus - une cinquantaine de millions d'années - qui sépare *Fordilla* des Bivalves ordoviciens. Cet argument, pour n'être pas négligeable, n'est cependant pas décisif et l'on peut penser que la documentation cambrienne demeure incomplète. Jell (1980) signale qu'il a récemment trouvé un Fordilloïde dans le Cambrien moyen en Nouvelles Galles du Sud (Australie) et il convient de rappeler que la présence de *Neofordilla* dans l'Ordovicien supérieur de Sibérie (Krasilova, 1977) indique une longue pérennité de ce groupe.

En définitive, le problème de l'arrangement dentaire originel reste fort obscur. Rappelant, à la suite de Yonge (1978) et de Vogel & Gutmann (1980), que les premiers Pélécypodes purent résulter de la compression latérale d'une coquille incomplètement calcifiée, Yochelson (1981) suggère que dents et fossettes proviendraient de la calcification tardive de cette coquille pliée et que le développement de cette denture prévint le déchirement de la coquille lors du fouissage. La réalisation de la denture serait ainsi secondaire dans l'histoire de la classe. Dans un tel schéma, la denture simple de *Fordilla* me paraît s'intégrer sans difficulté entre la charnière édentule de l'Archibivalve hypothétique et les dentures des formes infraordoviciennes que je considèrerai plus loin, que celles-ci soient de type actinodonte ou de type paléotaxodonte. Notons en faveur de telles filiations, la présence de plusieurs dents sur certains individus de *Pojetaia* (Jell, 1980 ; fig. 3 C, E, F, H).

Le problème de l'origine des Bivalves peut être abordé par le biais d'autres

considérations que celles de la morphologie comparée. Vogel & Gutmann (1980) ont ainsi tenté de reconstituer, par des études de biomécanique et de paléoécologie, un modèle théorique de phylogénie des premiers Bivalves. Ces auteurs envisagent un ensemble de transformations progressives comprenant la réalisation d'un ligament, la modification du système musculaire, la perte de la radula, l'augmentation des palpes, le changement d'habitat (passage d'un substrat ferme à un substrat meuble) et de régime (de brouteur à suspensivore). Yochelson (1981) note que le modèle ainsi proposé ressemble à la reconstitution qu'il a imaginée pour *Fordilla* (p. 119) en se fondant - il est piquant de le souligner puisque cet auteur doute de la signification pélécypodienne de *Fordilla* - sur le plan d'organisation des Bivalves Nuculoïdes. En ce qui concerne habitat et régime, les conclusions de Vogel & Gutmann s'accordent également avec celles de Yochelson. Comme ce dernier, comme Tevesz & McCall (1976), et contrairement à Pojeta (1975, 1980) ou à Stanley (1975), ces auteurs pensent que l'habitat endobenthique fut acquis secondairement. Il semble peu plausible, il est vrai, que de minuscules coquilles fragiles comme celles de *Fordilla* ou de *Pojetaia*, plus petite encore, aient pu être adaptées à un fouissage actif. Quant au régime, contrairement aux autres auteurs, Vogel & Gutmann considèrent qu'il fut à l'origine plutôt détritivore que suspensivore. Yochelson (1981) a largement développé ce même point de vue.

Pour ce qui est du système musculaire, Vogel & Gutmann supposent que l'arrangement sériel de l'Archibivalve hypothétique, nécessité par la faible minéralisation de la coquille, régressa pour se réduire essentiellement aux deux adducteurs lorsque la calcification de celle-ci lui conféra une rigidité suffisante. Rappelons ici que certaines formes de l'Ordovicien inférieur comme *Babinka* et *Coxiconcha* offrent la disposition sérielle ancestrale à l'état adulte et que celle-ci peut se déceler aussi sur des stades juvéniles de Paléotaxodontes de l'Ordovicien moyen (Babin, 1966). Il s'agirait probablement là d'un phénomène de conservatisme paedogénétique, non adaptatif puisque ces Bivalves semblent avoir eu des coquilles normalement calcifiées et que chez *Babinka*, en outre, la forme subcirculaire rend moins utile encore le rôle accordé dans cette hypothèse à la couronne de muscles accessoires.

En définitive, ce bref rappel des récentes contributions et hypothèses relatives à l'origine des Mollusques Bivalves souligne que la subjectiviité supplée encore indubitablement dans nos interprétations à l'insuffisance de la documentation. Et peut-être la prudente expectative de Yochelson "My conclusion is really a non-conclusion" (1981, p. 124) est-elle raisonnable. Je la transgresserai cependant pour ma part, admettant que les Fordilloïdes peuvent représenter de réels Bivalves primitifs.

L'EVOLUTION DES DENTURES CHEZ LES BIVALVES ARCHAIQUES : L'APPORT DE LA FAUNE DE LA MONTAGNE NOIRE

L'extrême diversité des Pélécypodes à partir de l'Ordovicien moyen se manifeste, entre autres caractères, au niveau des charnières. Le catalogue qui en est réalisé par Pojeta (1971) montre que sont représentés les types structuraux classiquement reconnus chez les Bivalves anciens : paléotaxodonte, actinodonte, cyrtodonte, modiomorphodonte.

Beaucoup plus rares ou méconnues, les faunes de l'Ordovicien inférieur n'ont fourni que peu d'éléments permettant de discuter avec précision de l'enchaînement phylogénétique de ces différents types de dentures. Ce domaine reste ainsi ouvert aux spéculations diversement argumentées et aux extrapolations les plus variées. L'ensemble des schémas proposés

a été récemment résumé par Babin & Le Pennec (1981). Sans y revenir, il suffit de rappeler que, pour l'essentiel, le fond du débat concerne l'alternative de l'antériorité des types paléotaxodonte et actinodonte. La description du genre *Afghanodesma* par Termier & Termier (1971) dans le Tremadoc conforte dans leur opinion les tenants de l'antériorité de l'habitus paléotaxodonte (Pojeta, 1978 ; Yochelson, 1981). Pour d'autres auteurs, l'observation chez des Bivalves ordoviciens de dents allongées (modèle actinodonte) en voie de fragmentation suggère l'antériorité de l'actinodontie ; ce point de vue a été, en particulier, argumenté par Morris & Fortey (1976) lors de la description qu'ils donnèrent du genre *Tironucula*, découvert dans le Llanvirn basal du Spitzberg, et caractérisé par une morphologie dentaire intermédiaire entre les types actinodonte et paléotaxodonte.

Pojeta & Gilbert-Tomlinson ont présenté en 1977, provenant de l'Arenig d'Australie, une faune d'une variété remarquable. La répartition systématique des genres montre, en effet, que sont représentées là déjà des structures dentaires très diverses : *Deceptrix* ? (Praenuculidae, Palaeotaxodonta), *Cyrtodontula* et *Pharcidoconcha* (Cyrtodontidae, Arcoida, Pteriomorpha), *Xestoconcha* (Colpomyidae, Pterioidea, Pteriomorpha), *Copidens* (Cycloconchidae, Heteroconcha). Ainsi coexistent dans le même niveau (Grès de Pacoota) des représentants du type cyrtodonte, des formes à denture réduite (*Xestoconcha*) qui ne sont pas sans affinités avec *Coxiconcha*, des coquilles à disposition actinodonte (*Copidens*) et, peut-être - car la charnière n'a pas été observée par les auteurs - des paléotaxodontes (*Deceptrix* ?). Cette contemporanéité de diverses organisations dentales suppose une radiation plus ancienne de celles-ci mais le matériel australien n'apporte aucun argument nouveau en faveur de l'une ou l'autre hypothèse sur la phylogénie des dentures.

L'examen des Bivalves de l'Arenig inférieur de la Montagne Noire fournit, au contraire, quelques éléments intéressants à ce sujet.

Rappelons que Thoral (1935) décrivit les faunes de l'Ordovicien inférieur de cette région et qu'il cita alors un certain nombre de Pélécypodes : *Babinka prima* BARRANDE, *Leda languedociana* THORAL, *Nucula* (?) *bussacensis* SHARPE var. *minor* THORAL, *Nucula* (?) aff. *bussacensis* SHARPE, *Nucula* (?) *redoniaeformis* THORAL, *Redonia prisca* THORAL, *Synek antiquus* BARRANDE, *Sanguinolites pellicoi* VERNEUIL & BARRANDE, *Sanguinolites* (?) *guiraudi* THORAL, *Pterinea* (?) *crassa* THORAL et une forme indéterminée. J'ai pu revoir un certain nombre des fossiles examinés par Thoral et bénéficier des importantes récoltes effectuées depuis plusieurs années par M.R. Courtessole et ses collaborateurs. Une étude exhaustive de ces faunes - systématique et répartition stratigraphique - sera prochainement publiée. Cependant quelques éléments particulièrement intéressants pour les débats relatifs à l'évolution des Bivalves primitifs ont été déjà présentés dans le cadre d'une révision des genres *Babinka* et *Coxiconcha* (Babin, 1977) ou dans celui d'une interprétation des microcrénelures des dents (Babin & Le Pennec, 1981). J'apporterai ici, dans le même esprit, le résultat de quelques observations récentes qui me paraissent devoir contribuer à notre compréhension des phylogénies des dentures.

Le matériel décrit provient pour l'essentiel des gisements de La Maurerie (en Prades/Vernazobre) et du Nord de Saint-Chinian. Il s'agit du niveau h, "à petits nodules siliceux", dans la succession stratigraphique utilisée par Courtessole (voir Capera & alii, 1978 ; Babin & Courtessole, 1980) ; cet auteur place ce niveau, d'après les faunes de Graptolites et de Trilobites, dans l'Arenig inférieur. Ce sont les nodules caractéristiques de ce niveau qui livrent parfois d'abondantes faunules de petits Bivalves, juxtaposant côte à côte des repré-

sentants de plusieurs genres. L'excellente conservation de structures fragiles (dentures), la relative fréquence d'exemplaires demeurés bivalves, montrent que le matériel fut peu déplacé avant l'enfouissement.

L'examen comparatif de trois types de ces Pélécypodes est particulièrement instructif. Deux de ces formes reçoivent des désignations génériques nouvelles (*Ekaterodonta* et *Pradesiana*) dans la description systématique que j'en donnerai par ailleurs ; le troisième genre concerné est *Redonia* ROUAULT. Les charnières de ces trois Bivalves, représentées ici (fig.1) appellent quelques commentaires.

La denture de *Ekaterodonta* attire l'attention par sa réelle complexité (fig. 1a,b). Les dents sont assez nombreuses et de morphologie variée, suggérant à la fois les habitus paléotaxodonte et actinodonte, ce qui justifie l'appellation générique proposée. Le plateau cardinal, robuste, est concavo-convexe, plus large en avant de l'umbo, presque rectiligne dans la partie postérieure. Il est arrondi à ses deux extrémités de raccordement avec le bord de la coquille. Les hasards de la fossilisation font que le matériel étudié comporte 8 valves gauches et une seule valve droite. Sur la valve gauche, le plateau antérieur présente 3 ou 4 dents lamellaires orientées vers le crochet. L'exemplaire le mieux conservé (fig.1a) montre plus précisément la disposition de ces dents antérieures : la dorsale est rectiligne, la seconde dent se ploie en un V dont la pointe est située sous l'umbo, deux autres petites dents, courtes et rectilignes sont contenues dans ce V. La continuité de la série dentale est assurée sous l'umbo par une courte dent anguleuse. La partie postérieure du plateau cardinal porte une dizaine de dents, l'ensemble se caractérisant par une disposition de type paléotaxodonte sur le bord ventral du plateau et une allure actinodonte sur le bord dorsal. Cet aspect résulte du déploiement et de l'étirement vers l'arrière du bras supérieur du chevron de certaines dents. La première dent de cette série, qui a son point d'inflexion placé juste sous l'umbo, offre une telle morphologie ; ce phénomène se répète pour une (ou deux ?) autre dent de la succession. Il s'ensuit l'existence de deux "dents" lamellaires dorsales qui sont en réalité, les bras supérieurs de deux dents en chevrons très dissymétriques. La série ventrale, disposée entre ces lamelles supérieures et le rebord interne du plateau, est constituée de dents courtes, en chevrons ou orthomorphes ; la dernière dent peut avoir un aspect de lamelle mal définie le long du bord du plateau. Les dents de cette rangée interne paraissent être,sur certains exemplaires, en contiguité - voire en continuité ? - avec les lamelles dorsales. Enfin, certains individus montrent un fin sillon cardinal pour un ligament opisthodète.

Cette disposition intermédiaire entre les aspects paléotaxodonte et actinodonte de la denture, rapproche ces formes de la Montagne Noire du genre *Tironucula* décrit dans le Llanvirn inférieur du Spitzberg par Morris & Fortey (1976) ; mais ce dernier offre un arrangement parfaitement taxodonte sur la partie antérieure du plateau cardinal.

Pradesiana est défini sur plusieurs exemplaires dont l'un servit de type à Thoral (1935, p. 171, fig. 7) pour sa *Redonia prisca*. La morphologie générale de la coquille est, en effet, par son inéquilatéralité et la profonde impression du muscle adducteur antérieur à l'avant du plateau cardinal, très identique à celle de *Redonia*. Un examen rapide de la denture sur les moules internes peut ne pas détromper quoique la dent postérieure paraisse fortement crénelée (ce que je n'ai personnellement jamais observé chez *Redonia*) et qu'il semble y

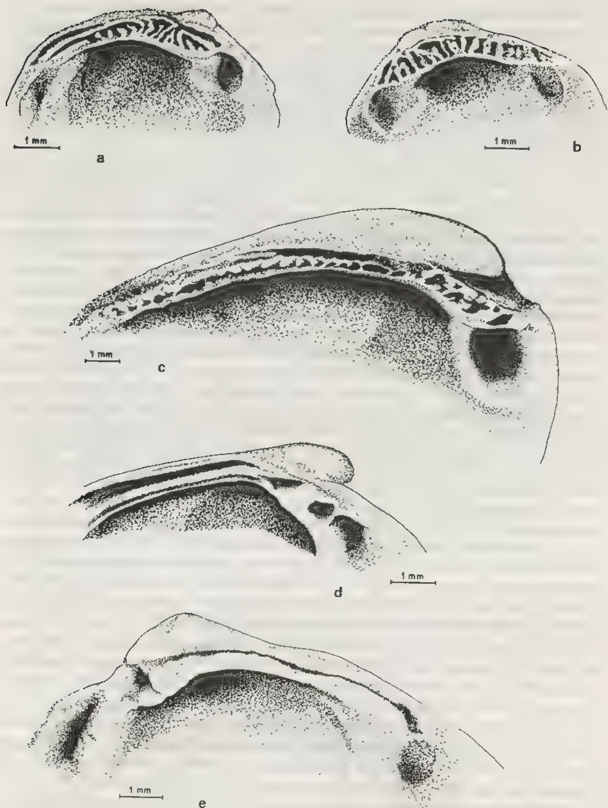


Fig. 1 - Moulages Révultex des dentures de Bivalves de l'Arenig de la Montagne Noire. a. *Ekaterodonta* nov. sp., valve gauche (LPB 8872) ; b. *Ekaterodonta* nov. sp., valve droite (LPB 9091) ; c. *Pradesiana* nov. sp., valve gauche (LPB 8872) ; d. *Redonia* sp., valve gauche (LPB 9092) ; e. *Redonia* sp., valve droite (LPB 9092).

avoir plusieurs dents sous le crochet très recourbé. Mais la réalisation de moulages lève toute ambiguité en montrant une denture particulière ; celle-ci confère à ce Bivalve une originalité qui lui vaut une désignation taxinomique nouvelle.

Le plateau cardinal de *Pradesiana* est très dissymétrique. Sa partie antérieure, courte et convexe ventralement, porte 4 à 6 dents dirigées vers le centre de la valve. Sans discontinuité sous-umbonale, cet ensemble passe à la denture postérieure constituée, sur un plateau long, étroit et légèrement concave, par une ou deux longues dents lamellaires, parallèles au bord cardinal et très fortement crénelées (Babin & Le Pennec, 1981, fig. 2e ; fig. 1c *in textu*). Sur la valve gauche figurée, particulièrement démonstrative, la partie antérieure de la dent lamellaire paraît être en voie de fragmentation en une série de petits chevrons. Cet aspect peut être aussi, il est vrai, considéré comme la récente coalescence de ces petits éléments. Cette dernière conception ne s'accorde pas, cependant, avec le gradient ontogénétique de la formation de la dent dont la partie postérieure, la plus récente, est lamellaire et porte seulement des microcrénelures très discrètes. Quoi qu'il en soit, retenons cet aspect quelque peu synthétique de la denture de *Pradesiana* : allure pseudotaxodonte, dents lamellaires d'un habitus actinodonte et, même, orientation générale des dents suggérant celle des charnières cyrtodontes (dents antérieures convergeant vers le centre de la valve, dents postérieures convergeant vers l'umbo).

Contenus dans les mêmes nodules que des individus de *Pradesiana* rapportés par Thoral à *Redonia*, on peut observer aussi des spécimens qui appartiennent réellement à ce dernier genre. La denture (fig. 1d,e) en offre les caractères classiquement décrits (Babin, 1966, p. 246) mais différemment interprétés (Chavan, 1969, p. N546). Sur un plateau cardinal robuste, la valve droite porte deux fortes dents antérieures encadrant une fossette légèrement coudée. La première de ces dents est plus ou moins triangulaire. La deuxième, plus volumineuse encore, se raccorde vers l'arrière à l'extrémité antérieure de la dent postérieure ventrale. Le plateau postérieur présente, en effet, deux longues dents lamellaires, parallèles, dépourvues de microcrénelures et séparées par une fossette de même forme. La dent ventrale est plus longue et plus puissante. La denture de la valve gauche, réplique de la droite, comporte, à l'avant, une grosse dent un peu sigmoïde, encadrée de deux fossettes et, à l'arrière, une seule dent lamellaire entourée par deux longues fossettes parallèles.

Cette présentation rapide de quelques éléments de la faune de Pélécypodes de la Montagne Noire peut contribuer au débat ouvert sur la phylogénie des dentures. Ce matériel confirme, en effet d'une part, la variété des dentures dès l'Arenig inférieur, il introduit d'autre part, par comparaison avec les données fournies auparavant par les auteurs, quelques réflexions sur l'enchaînement des structures dentaires.

Si *Afghanodesma* a réellement un âge tremadocien, l'habitus paléotaxodonte reste le plus ancien dans la documentation actuelle. Mais, à la lecture du texte de Desparmet (1971, p. 144-145), l'âge attribué à la formation fossilifère de la montagne de Chunchata (Afghanistan) me paraît plutôt présumé que démontré. Notons que la faunule de Prades-sur-Vernazobre décrite ici, fut elle aussi attribuée autrefois au Tremadoc supérieur comme en font foi des étiquettes des anciennes collections. Ainsi *Afghanodesma* n'est peut être pas antérieur aux Bivalves de la Montagne Noire parmi lesquels figurent aussi des Paléotaxodontes d'habitus plus classique.

L'antériorité de *Ekaterodonta* sur *Tironucula* me semble, par contre, bien étayée. Ce fait pourrait conforter le point de vue de Morris & Fortey (1976) de l'antériorité de la disposition actinodonte sur la structure taxodonte. En effet, dans cette hypothèse, *Ekaterodonta* représente un stade dans lequel des longues dents lamellaires pliées sont en cours de fragmentation sur les deux parties, antérieure et postérieure, du plateau cardinal. Chez *Tironucula*, ce morcellement est achevé à l'avant où la denture est devenue taxodonte.

Par ailleurs, Morris & Fortey paraissent envisager une autre procédure éventuelle de réalisation pour la denture taxodonte antérieure par simple accroissement numérique de dents de type actinodonte. La disposition observée chez *Pradesiana* peut aussi étayer cette hypothèse tandis que la forte crénelure de la dent postérieure illustrerait toujours un processus de fragmentation.

Les auteurs britanniques soulignèrent que la morphologie dentaire de *Tironucula*, intermédiaire entre actinodonte et taxodonte "may be interpreted in two ways : either the actinodont hinge may have given rise to the taxodont hinge or *vice versa*". J'ai indiqué plus haut, à propos de l'aspect de la dent postérieure de *Pradesiana*, une semblable ambiguité d'interprétation. Cependant, la présence simultanée de *Redonia* nous montre la réalisation d'un autre type de denture probablement dérivée du mode actinodonte, mais certainement pas de l'habitus taxodonte.

Toutes ces données me paraissent, en définitive, s'accorder mieux avec l'hypothèse d'une structure primitive actinodonte. Cette dernière pourrait trouver elle-même son origine dans l'allongement de dents courtes et simples dont les Fordilloïdes fournissent un exemple possible. La radiation évolutive déterminante prit sans doute place au cours de l'Ordovicien inférieur et permit la brutale expansion des Bivalves dès le Llanvirn.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLEN, J.A. & SANDERS, H.L., 1969 - *Nucinella serrei* Lamy (Bivalvia : Protobranchia) a Monomyarian solemyid and possible living actinodont. *Malacologia*, 1969, 5(2-3) p. : 381-396.

BABIN, C., 1966 - Mollusques Bivalves et Céphalopodes du Paléozoïque armoricain. Etude systématique. Essai sur la phylogénie des Bivalves. Esquisse paléoécologique. Impr. comm. adm. Brest, 471 p., 18 pl.

BABIN, C., 1977 - Etude comparée des genres *Babinka* BARRANDE et *Coxiconcha* BABIN (Mollusques Bivalves de l'Ordovicien). Intérêt phylogénétique. *Géobios*, 10 (1) : p. 51-59, 5 pl.

BABIN, C. & COURTESSOLE, R., 1980 - Excursion 048 A - Le Paléozoïque inférieur du Massif Armoricain et de la Montagne Noire. *Bull. Soc. géol. minéral. Bretagne*, C, XI (1-2) : 93-127.

BABIN, C. & LE PENNEC, M., (à paraître, 1981) - Ontogenèse et phylogenèse : A propos de quelques caractères dentaires des Mollusques Bivalves. *Malacologia*.

CAPERA, J.C., COURTESOLLE, R. & PILLET, J., 1978 - Contribution à l'étude de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire. Biostratigraphie et révision des *Agnostida*. *Ann. Soc. géol. Nord*, 98 : 67-88, 3 pl.

CHAVAN, A., 1969 - Carditacea, in Treatise Invertebrate Paleontology, MOORE éd., N (2/3) : 543-561.

DESPARMET, R., TERMIER, G. & TERMIER, H., 1971 - Sur un Bivalve protobranche anté-arénigien trouvé au Nord de Wardak (Afghanistan). *Géobios*, 4 (2) : 143-150.

HOUSE, M.R., 1979 - The origin of major invertebrate groups. Systematics association, spec. vol. n° 12, Academic Press. London-New York-San Francisco, 515 p.

JELL, P.A., 1980 - Earliest known pelecypod on Earth. A new Early Cambrian genus from South Australia. *Alcheringa*, 4, (3-4) : 233-239.

KRASILOVA, I.N., 1977 - Fordillidae fam. nov. (Bivalvia) from Lower Palaeozoic of the Siberian platform. *Paleont. Journ.*, 2 : 42-48.

MORRIS, N.J. & FORTEY, R.A., 1976 - The significance of *Tironucula* gen. nov. to the study of bivalve evolution. *Journ. Paleont.*, 50 (4) : 701-709, 1 pl.

POJETA, J., 1975 - *Fordilla troyensis* Barrande and early pelecypod phylogeny. *Bull. Amer. Paleontology*, 67 (287) : 363-384, 5 pl.

POJETA, J., 1978 - The origin and early taxonomic diversification of pelecypods. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B 284 : 225-246, 15 pl.

POJETA, J., 1980 - Molluscan Phylogeny. *Tulane studies Geol. Paleont.*, 16 : 55-80.

POJETA, J. & GILBERT-TOMLINSON, J., 1977 - Australian Ordovician Pelecypod Molluscs. Dept. National Resources, Bureau Miner. Res., Geol. and Geophys., 174, 64 p., pl. 1-29.

POJETA, J., RUNNEGAR, B. & KRIZ, J., 1973 - *Fordilla troyensis* Barrande : The oldest known Pelecypod. *Science*, 180 : 866-868.

STANLEY, S.M., 1975 - Adaptative themes in the evolution of the Bivalvia (Mollusca). *Earth and Planet. Sci.*, 3 : 361-385.

TERMIER, G. & TERMIER, H., 1971 - Voir DESPARMET, R.

TEVESZ, M.J.S. & McCALL, P.L., 1976 - Primitive life habits and adaptative significance of the pelecypod form. *Paleobiology*, (3) : 183-190.

THORAL, M., 1935 - Contribution à l'étude paléontologique de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire et révision sommaire de la faune cambrienne de la Montagne Noire. Imp. Charité, Montpellier, 363 p., 35 pl.

VOGEL, K. & GUTMANN, W.F., 1980 - The derivation of pelecypods : role of biomechanics, physiology and environment. *Lethaia*, 13 (3) : 269-275.

YOCHELSON, E.L., 1979 - Early Radiation of Mollusca and Mollusc-like Groups. In : The origin of major Invertebrate groups, HOUSE éd. : 323-359.

YOCHELSON, E.L., 1981 - *Fordilla troyensis* Barrande : "the oldest known pelecypod" may not be a pelecypod. *Journ. Paleont.*, 55 (1) : 113-125.

YONGE, C.M., 1978 - Significance of the ligament in the classification of the Bivalvia. *Proc. Royal Soc. London*, B 202 : 231-244.

HALIOTIS, 11, 1981
p. 47 à 62

LES MECANISMES DE DEFENSE DES MOLLUSQUES VIS A VIS DES TREMATODES : POINT DES CONNAISSANCES ACTUELLES

par

Jacqueline BENEX et Michelle MATRICON-GONDRAN

Unité de Parasitologie Expérimentale, Pavillon LAVERAN - Institut Pasteur -
28, rue du Docteur Roux, 75015, PARIS, FRANCE -
Laboratoire d'Histologie et Cytologie des Invertébrés marins, Université Paris VI -
12, rue Cuvier, 75005, PARIS, FRANCE -

ABSTRACT

DEFENSE MECHANISMS OF MOLLUSCS AGAINST TREMATODES : A REVIEW

With respect to the general phylogenesis of defense reactions among Invertebrates, it was shown that Molluscs had a resistance implying both humoral reactions where hemagglutinins played a major role and cellular reactions still rather unexplained but determining.

Influence on host-parasite specificity of both factors which cooperate in mechanisms of resistance or susceptibility has been reviewed.

Keywords : defense mechanisms, cellular defense, humoral defense, Mollusc-Trematode interactions.

INTRODUCTION

Outre les fonctions essentielles : respiration, excrétion, etc..., la survie de tout être vivant ne peut être assurée que grâce à un système de défense plus ou moins élaboré, constitué par des phénomènes biologiques concernant tout le règne animal. Parmi ceux-ci peut être rangé le système immunitaire. Ce dernier s'est progressivement constitué au cours de l'évolution, débutant par une organisation primitive chez les êtres les plus simples pour s'accomplir chez les Vertébrés dans des réponses immunitaires complexes.

L'établissement du système immunitaire peut être jalonné par une succession d'échelons :

1) la reconnaissance du soi : réponse oui ou non (ex.: Eponges, Gorgones).
2) la spécificité : réponse oui et plusieurs nons a, b ou c, donc possibilité de distinction entre plusieurs étrangers.
3) la mémoire : liée à la reconnaissance d'agents déjà rencontrés.
4) l'existence de cellules spécialisées, qui n'est pas nécessaire dans le cas de réponse immunitaire élémentaire.
5) la production d'agents spécifiques : immunoglobulines, substances libérées.

Pour certains, la "réponse immunitaire" exige la 5e condition. Pour d'autres, les phénomènes immunologiques commencent avec la spécificité.

Les premiers phénomènes mis en évidence furent ceux de reconnaissance ou de compatibilité. Dans les cas négatifs, le rejet se manifeste par la lyse et l'expulsion du corps étranger.

La réaction la plus primitive est celle de lyse (Champignons, Gorgones) due à des facteurs diffusibles préexistants dans la cellule et assimilables à des enzymes de type protéase. Une autre réaction apparue très précocement est la phagocytose qui peut être due soit à une seule cellule qui ingère le corps étranger, le digère ou le rejette, soit à un grand nombre de cellules qui entourent le corps étranger et le neutralisent. Ce phénomène poussé à l'extrême amène à l'encapsulation avec ou sans digestion. Chez les Vertébrés, la phagocytose est assurée par des catégories spéciales de cellules : les polynucléaires neutrophiles ; les macrophages et les cellules du système réticulo-endothélial.

La deuxième étape réactionnelle est le rejet d'une xénogreffe. Lors d'une première greffe hétérologue, le greffon est rapidement rejeté (Lombric). Il y a autolyse induite par le porte-greffe, phénomène qui s'accompagne d'une prolifération de cellules (issues de la splanchnopleure) pouvant être assimilées à des leucocytes.

Nous avons affaire à un phénomène de cytotoxicité lorsqu'une cellule effectrice détruit une cellule cible ou d'histoincompatibilité lorsque de nombreuses cellules constituant la greffe sont détruites.

L'immunité cellulaire paraît le stade le plus fin de cette reconnaissance tissulaire. Le rejet de greffes n'en est qu'un aspect. La mémoire cellulaire se manifeste lors de l'élimination accélérée d'un second greffon hétérologue. L'activité macrophagique des leucocytes de l'Annélide en est le support. L'attaque des cellules saines du greffon s'accompagne d'une certaine mémoire cellulaire que l'on peut mettre en évidence par transplantation de leucocytes immunisés.

Certains auteurs signalent chez le lombric 2 catégories cellulaires dérivant de cellules de type chloragocytes jeunes qui se diversifieraient en 2 lignées : macrophages et cellules sécrétrices. Ceci fait penser aux lignées thymo- et bursodépendantes des Vertébrés.

Quand à la mémoire immunologique spécifique, elle apparaît déjà chez les Coelentérés de façon très fruste et a pu être confirmée chez les Annélides et les Echinodermes, tout du moins à court terme. On la démontre par le biais des greffes chez les Némertes *(Lineus)* et chez les Annélides.

On peut penser que la reconnaissance cellulaire a permis la constitution de tissus par le biais de substances membranaires, marqueurs ou récepteurs permettant l'association entre éléments compatibles. Cette constitution moléculaire membranaire serait la base de la reconnaissance du soi, le non-soi induisant la phagocytose. Cette structure protéique dépendante du code génétique serait le point de départ des rejets de greffes et pourrait s'assimiler au système HLA des Vertébrés.

L'immunité humorale est caractérisée par la production de substances circulantes capables d'induire des réactions de défense. Chez les Invertébrés, elles n'ont pu être démontrées comme spécifiques ; il s'agit de substances immobilisatrices, d'opsonines, d'enzymes hydrolytiques. Les immunoglobulines produites par les cellules de Vertébrés représentent l'aspect spécifique des substances de défense humorale. On passerait de substances sécrétées

par les cellules lors de la phagocytose à la notion de substances spécifiques induites par la reconnaissance d'un antigène.

Les Mollusques sont, comme les autres êtres vivants, soumis à un grand nombre d'agressions. Mais ce qui leur donne un intérêt particulier, c'est qu'ils servent d'hôtes intermédiaires à un certain nombre d'organismes parasites, allant du virus à l'Arthropode, et en particulier à des parasites de l'homme. Parmi ceux-ci, *Biomphalaria glabrata* a suscité un grand nombre de travaux car il est l'hôte intermédiaire d'une anthropozoonose : la bilharziose, affection qui atteint 300 millions d'individus dans le monde.

Les mollusques se défendent contre l'introduction de ces corps étrangers par une série de réactions :

- des réactions cellulaires : Tripp (1961) observe ainsi que les cellules de l'hémolymphe, amoebocytes (= hémocytes) phagocytent les particules de faible taille. Les éléments de taille plus importante sont encapsulés par les amoebocytes.
- des réactions humorales.

Ces phénomènes de résistance peuvent être innés ou acquis et tous les degrés de résistance peuvent exister : partielle ou totale.

FACTEURS CELLULAIRES

1) Les amoebocytes : caractères généraux.

Les cellules de l'hémolymphe ont été décrites chez divers Lamellibranches : *Mercenaria mercenaria* (Foley et Cheng, 1972 ; Cheng, 1975 ; Rodrick *et al.*, 1980), *Crassostrea virginica* (Ruddel, 1971 ; Cheng, 1975 ; etc.). Chez les Gastéropodes Pulmonés, en dehors de *Lymnaea stagnalis* (Sminia, 1972), ce sont surtout les Mollusques vecteurs de bilharzioses qui ont été étudiés : *Biomphalaria glabrata* (Cheng, 1975 ; Harris, 1975 ; Jeong et Heyneman, 1976 ; Stumpf et Gilbertson, 1978, 1980 ; Cheng *et al.*, 1979), *Bulinus guereni* (Krupa *et al.*, 1977), *B. truncatus* (Cheng et Guida, 1980*a* et *b*).

Même si la morphologie des amoebocytes de Lamellibranches paraît variée, Cheng (1975) montre que les cellules de l'hémolymphe des Mollusques se répartissent en 2 catégories seulement : les granulocytes et les hyalinocytes qui peuvent se définir comme suit :

Granulocytes. - Ce sont de loin les plus nombreux ; les données de divers auteurs montrent qu'ils représentent plus de 90 % des cellules de l'hémolymphe.

Selon Cheng et Auld (1977), les granulocytes sont caractérisés par

- la faculté de s'étaler sur le verre,
- la formation, à partir de la région ectoplasmique, de nombreux filopodes à axe rigide,
- la présence dans l'endoplasme de nombreuses granulations de colorabilité variable.

Ces cellules ont une réponse phagocytaire à l'égard de divers types de particules (Jeong et Heyneman, 1976). Au cours de la locomotion, les granulocytes de *B. truncatus* forment des filopodes terminés en boule qui s'attachent sur le support ; puis des lobopodes formés sur la face opposée assurent le mouvement (Cheng et Guida, 1980*b*).

Hyalinocytes. - Ces cellules plus petites que les granulocytes peuvent s'étaler sur le verre, mais elles ne forment pas de filopodes : elles ne renferment pas d'inclusions.

Cheng et Guida (1980*a*) notent un polymorphisme des granulocytes : granulocytes I à chromatine en fines travées, granulocytes II à chromatine plus condensée, enfin granulocytes sénescents.

Chez les Lamellibranches, la variété apparente des cellules : granulocytes et fibrocytes correspond probablement à des étapes évolutives des granulocytes (Cheng, 1975). Cependant Cheng *et al.* (1980), après centrifugation sur gradient de densité des amoebocytes de *Crassostrea virginica*, obtiennent 5 sous-populations de cellules : les hyalinocytes et 4 types de granulocytes. Ces types cellulaires testés avec des lectines (Concanavaline A, hémagglutinine de *Helix*, WGA : agglutinine de germe de blé) s'avèrent porteurs de récepteurs membranaires différents. Seuls les hyalinocytes fixent la WGA. D'autre part, les catégories de granulocytes ne sont pas homogènes, une partie des cellules ne fixant pas la Con A.

2) Caractères ultrastructuraux.

Les travaux de Sminia (1972) sur *Lymnaea stagnalis*, de Krupa *et al.*,(1977) sur *Bulinus guernei*, de Cheng (1975), de Harris (1975) complètent la définition des amoebocytes par des caractères ultrastructuraux et biochimiques.

Granulocytes. - Ces cellules sont pourvues de plusieurs prolongements cellulaires ou filopodes et présentent de nombreuses vacuoles superficielles, "vacuoles" qui peuvent correspondre à un réseau d'invaginations de la surface cellulaire. Le cytoplasme dense contient du reticulum endoplasmique granulaire peu abondant, des dictyosomes, des plages de particules de glycogène α et surtout de nombreuses vacuoles de type lysosome secondaire renfermant des figures pseudomyéliniques.

Sminia (1972) met en évidence une activité peroxydasique au niveau de l'appareil de Golgi et de nombreuses vésicules. Une activité phosphatasique acide est présente dans l'appareil de Golgi et quelques vésicules; elle s'accroît lors de la phagocytose de particules. Cheng (1975, 1977) identifie plusieurs hydrolases à la fois dans des amoebocytes et dans l'hémolymphe : β-glucuronidase, phosphatase acide, phosphatase alcaline, lipase, aminopeptidase, lysozyme. Ces enzymes synthétisés dans les amoebocytes peuvent être libérés dans l'hémolymphe où leur taux s'accroît en cas d'infestation.

Hyalinocytes. - Ce type cellulaire se distingue par la rareté des expansions cellulaires. Le cytoplasme, plus clair, contient des dictyosomes, des vésicules petites et nombreuses et quelques corps denses. Il n'y a ni lysosomes, ni activité phosphatasique acide (Krupa *et al.*, 1977 ; Harris, 1975).

Chez *Lymnaea stagnalis*, Sminia *et al.* (1979*b*) mettent en évidence des macrophages fixés, cellules étroitement associées au tissu conjonctif environnant, qui partagent des caractères ultrastructuraux des amoebocytes : lysosomes secondaires, réseau de cavités superficielles, mais qui n'ont pas d'activité peroxydasique.

3) Variations des amoebocytes.

Chez *Biomphalaria glabrata*, le nombre des amoebocytes circulants s'accroît avec la taille de la coquille, c'est à dire la taille de l'animal. Ce nombre dépend aussi de la température à laquelle sont élevés les Mollusques. Le nombre des amoebocytes circulants est doublé 2 heures après exposition d'un mollusque susceptible à des miracidiums de *S. mansoni* (Stumpf et Gilbertson, 1978). D'après ces mêmes auteurs (1980), l'infestation stimule en particulier la formation de granulocytes dont la proportion passe de 92 % $\pm$ 4 % à 97 % $\pm$ 2 %. Dans le cas de l'infestation de *B. glabrata* par des miracidiums irradiés d'*Echinostoma lindoense*, Lie *et al.* (1980) observent une forte augmentation des amoebocytes circulants 3 à 5 jours après l'infestation.

Les amoebocytes de *B. glabrata* infestés par *S. mansoni* depuis 4 à 6 semaines, période d'émergence des cercaires, montrent des changements de comportement rappelant ceux des macrophages activés chez les Vertébrés. Abdul-Salam et Michelson (1980) notent :

- adhésion et étalement sur le support plus faciles,
- formation d'agrégats autour de substances extracellulaires,
- inhibition importante de la phagocytose d'érythrocytes,
- accroissement en nombre.

4) Origine des amoebocytes : organe producteur.

Les amoebocytes se forment à partir d'un foyer de prolifération, "tissu lymphoïde" ou organe producteur d'amoebocytes observé entre la portion sacculaire du rein et le péricarde chez *B. glabrata* infesté par *S. mansoni* (Pan, 1965) ou chez des Bulinidés infestés par *S. matthei* (Kinoti, 1971).

Chez *B. glabrata* infesté par *Echinostoma lindoense*, Lie, Heyneman et Yau (1975) précisent l'emplacement et la dynamique du développement de l'organe dont l'extension est variable. Chez le Mollusque sain, l'organe au repos ne comporte que de petits groupes de cellules basophiles situées entre le péricarde et l'épithélium du fond de la cavité palléale et disposés le long des sinus sanguins.

L'organe subit un certain développement après une première infestation par des miracidiums d'Echinostome ; 2 à 3 jours après une seconde infestation, l'organe subit un fort développement (hyperplasie et hypertrophie). Les nodules cellulaires plus larges confluent en une masse volumineuse qui s'étend du rein au muscle columellaire et fait saillie dans la cavité péricardique.

Les cellules ont un cytoplasme fortement basophile ; les plus proches des sinus sanguins ont une basophilie atténuée, un noyau ovale à réniforme et ressemblent aux amoebocytes. Les cellules quittent l'organe producteur par la veine cave et migrent vers diverses localisations où elles semblent pouvoir se diviser encore : conjonctif de la base du rein, coeur, tissu conjonctif. Les amoebocytes forment en particulier de grands agrégats dans la cavité péricardique (Lie *et al.*, 1976*a*).

Variations de l'organe producteur. - Lie *et al.* (1975, 1976), étudiant les interactions entre *Biomphalaria glabrata* et divers Trématodes : *Schistosoma mansoni* et plusieurs Echinostomes, ont observé les réponses de l'organe producteur.

Après une seule exposition aux miracidiums d'*Echinostoma lindoense*, l'organe réagit chez les Mollusques résistants alors qu'il ne montre aucune activité chez les Mollusques susceptibles (Lie et Heyneman, 1976*b*).

L'apparition d'une résistance spécifique à *E. lindoense* s'accompagne d'une forte activité mitotique dans l'organe producteur (Lie *et al.*, 1975).

D'après Lie et Heyneman (1976*a*), le développement maximum de l'organe serait obtenu 2 à 3 jours après l'infestation. L'organe reviendrait à sa taille normale quelques jours après la destruction des sporocystes (Lie *et al.*, 1976*a*). Enfin, en cas d'infestations répétées, la réponse est accélérée : l'organe atteint son développement maximum plus rapidement à la deuxième exposition qu'à la première, et à la troisième qu'à la deuxième.

4) Comportement des amoebocytes.

Dans le cas des interactions Mollusques-Trématodes, les amoebocytes interviennent surtout dans la formation de capsules autour des parasites. En même temps, leurs réactions de phagocytose sont plus importantes car ils absorbent les débris des parasites détruits ; on observe alors des amoebocytes géants emplis de lysosomes secondaires.

Les réactions d'encapsulation se produisent à l'égard des sporocystes d'*E. lindoense* en migration dans le pied du Mollusque (Lie et Heyneman, 1976*a*).

Les sporocystes qui échappent à cette première ligne de défense remontent jusqu'au coeur où ils peuvent être détruits par des amas d'amoebocytes intraventriculaires (Lie *et al.*,1976*a*). En effet, chez diverses souches de *Biomphalaria glabrata*, des amas d'amoebocytes se rencontrent dans la région cardiaque, ainsi que dans l'hémocoele (Richards, 1975).

Chez *B. glabrata* infesté par *S. mansoni*, l'apparition et la migration des cercaires (4 semaines après l'infestation) déclenche d'importantes réactions d'encapsulement et une infiltration amoebocytaire généralisée du tissu conjonctif (Pan, 1965).

Au cours des réactions d'encapsulation soit de corps étrangers inertes (chez *Biomphalaria glabrata*, Tripp 1961 ; chez *Lymnaea stagnalis*, Sminia *et al.*, 1974), soit d'hétérogreffes (chez *Lymnaea stagnalis*, Sminia *et al.*, 1974) les amoebocytes affluent vers le corps étranger. Puis ils s'aplatissent en formant des couches concentriques ; ils infiltrent et phagocytent les hétérogreffes. Pour divers auteurs, les amoebocytes se transformeraient en fibroblastes ; des fibres de collagène apparaissent à divers niveaux de la capsule (Sminia *et al.*, 1974).

Aspects ultrastructuraux de l'encapsulation. - Au cours de l'encapsulation du Nématode *Angiostrongylus cantonensis* par *B. glabrata* (Harris, 1975), ce sont les granulocytes qui constituent la capsule. Dans un premier temps, ces cellules présentent des pseudopodes assez épais dirigés vers la cuticule du parasite. Puis les pseudopodes deviennent des lamelles cytoplasmiques un peu épaissies au niveau des organites et disposées concentriquement autour du parasite. Harris n'observe ni fibres extracellulaires,ni myofibrilles dans cette formation.

Krupa *et al.*, (1977) étudiant la réaction de *Bulinus guernei* à *Schistosoma*

haematobium observent que les granulocytes entrent en contact avec le parasite par l'intermédiaire de leurs filopodes d'abord dirigés perpendiculairement vers les villosités du tégument, puis étalés à sa surface. Ainsi se forme une capsule constituée de couches cellulaires concentriques. Des filaments extracellulaires à striation transversale de 50 nm de période apparaissent sur certains filopodes. D'autre part, des adhésions cellulaires se forment : entre granulocytes et sporocystes, entre pseudopodes, et entre granylocytes et hyalinocytes qui participent ainsi à la capsule sans entrer en contact direct avec le sporocyste. Le glycocalyx des granulocytes engagés dans la réaction paraît plus important.

Dans le cas de l'encapsulation d'*Echinostoma lindoense* par les amoebocytes de *B. glabrata*, les cellules s'applatissent peu, mais elles sont étroitement accolées et leurs pseudopodes s'atténuent (Lie *et al.*, 1976*b*).

FACTEURS HUMORAUX

Bien qu'il soit maintenant admis que les Mollusques ne synthétisent pas d'immunoglobulines et ne possèdent pas le système du complément, on a pu mettre en évidence, chez ces Invertébrés, des facteurs circulants responsables de certaines réactions de défense.

La présence de parasites à l'intérieur des tissus du mollusque induit un changement notable dans la composition des liquides internes. Dusanic et Lewert (1963) montrent que la teneur en protéines et en acides aminés de l'hémolymphe de *B. glabrata* infesté par des Schistosomes varie d'une façon notable. Ces auteurs suggèrent que ces changements peuvent affecter la motilité des miracidiums à travers les tissus.

Lee et Cheng (1972) rapportent que le nombre des fractions protéiniques décroit de 17 à 10 dans l'hémolymphe de *B. glabrata* infesté par *S. mansoni*. Mais Gress et Cheng (1973) pensent que cette diminution n'est pas spécifique. Au bout de 70 jours, le taux de protéines totales atteint seulement 1/3 de celui de l'hémolymphe des individus sains. Parmi les fractions obtenues en électrophorèse, trois seulement demeurent inchangées.

1- Facteurs enzymatiques.

Lysozymes. - Le lysozyme est présent dans de nombreux tissus ou sécrétions de Mollusques. Cet enzyme est intéressant car on le trouve en grande quantité dans les leucocytes et les macrophages. Il possède d'importantes propriétés lytiques. Il paraît y avoir une classe de lysozyme (protéine basique de faible poids moléculaire) qui lyse de nombreuses bactéries par une action voisine de la N acétylmuramidase (Salton, 1957). Des différences physiques sont notées d'une espèce à l'autre, et même à l'intérieur d'une même espèce. Exemple : le lysozyme du poumon de poulet est différent de celui retrouvé dans les oeufs.

La fonction exacte du lysozyme chez les Invertébrés n'est pas encore très claire. Néanmoins, le fait que le lysozyme peut se retrouver à la fois dans les leucocytes et dans les cellules de l'épiderme suggère qu'il joue un rôle à la fois dans les mécanismes de défense interne et externe. Par exemple, chez les huîtres, du lysozyme est retrouvé dans les cellules de l'hémolymphe et à la surface du manteau (McDale et Tripp, 1967*a* et *b*). Lorsque des huîtres

sont infestées par *Bucephalus*, le taux de lysozyme augmente dans l'hémolymphe, mais décroît si l'infection est due à *Minchinia*. Si l'infestation est double, le taux en demeure inchangé (Feng et Canzonier, 1970).

Hydrolases. - Le taux de divers enzymes lysosomaux s'élève dans l'hémolymphe des Mollusques parasités. Cheng (1977) a montré que la synthèse de certains de ces enzymes est augmentée dans les granulocytes des mollusques infestés par certaines bactéries (*Bacillus megaterium*) et que ces enzymes sont suffisants pour tuer les bactéries.

De tels enzymes sont retrouvés en quantité importante dans les cellules constituant les granulomes lors de l'encapsulation des parasites non admis par le mollusque, mais cette action ne serait pas alors lytique. Trois hypothèses sont formulées par l'auteur pour expliquer ce phénomène :

1°) l'absence de substrat pour l'action des enzymes,

2°) la sécrétion des enzymes serait modulée par des substances libérées par le parasite, substances qui peuvent ne pas être produites si le parasite est chez un hôte habituel,

3°) des anti-enzymes pourraient être sécrétés par le parasite, qui inactiveraient l'enzyme lytique.

Ainsi les enzymes lysosomaux paraissent avoir une spécificité limitée, et ne peuvent agir que dans des conditions restreintes et variables selon l'état physiologique du mollusque (âge - souche - etc...).

2 - Substances immobilisantes.

Des substances immobilisantes ont été mises en évidence chez plusieurs Mollusques (Schmeer et Berry, 1965*a* et *b* ; Schmeer et Huala, 1965). Deux sont particulièrement intéressantes car elles sont capables d'inhiber la croissance de cellules tumorales de Vertébrés. Ce sont : les mercénènes, extraites de tissus de palourdes (*Mercenaria mercenaria* ou *Mercenaria campechiensis*) qui sont capables d'inhiber les sarcomes ou certaines leucémies virales chez la souris, et les paolines, extraites des huîtres, capables d'inhiber la croissance des bactéries aussi bien Gram + (Staphylocoques) que Gram - (Salmonelles) ou des adénovirus chez le hamster. Ces substances sont capables d'agir aussi bien *in vivo* qu'*in vitro*. Le mécanisme de leur action n'est cependant pas éclairci. Leur étude biochimique est en cours.

Différents auteurs (Benex et Lamy, 1959 ; Tripp, 1960 ; Michelson, 1964 ; Hosaka et Berry, 1975) démontrent l'existence dans des extraits tissulaires de Planorbes, de substances immobilisatrices des miracidiums de Schistosomes (MIS). Les extraits de Planorbes réceptifs aux Bilharzies n'ont aucune action. Par contre, ceux des mollusques réfractaires ou déjà infestés renferment des substances qui immobilisent les miracidiums *in vitro*.

Lie *et al.* (1980) testent l'existence de facteurs MIS dans l'hémolymphe de *B. glabrata* infestés par différents parasites : *Echinostoma lindoense*, *E. paraensei*, *E. liei*, *Paryphostomum segregatum*, *Schistosoma mansoni*. La production de substances immobilisantes n'a pas la même intensité pour tous. Il existe des degrés du pouvoir immobilisant. Par exemple, chez un mollusque parasité par *E. lindoense*, le MIS est très actif vis à vis des miracidiums homologues, mais moyennement actif vis à vis de ceux de *E. liei*, ou de *P. segregatum*. *E. paraensei* et *E. liei* induisent un MIS actif seulement contre les miracidiums de *E. lindoense*.

La production de ces facteurs est temporaire : elle commence le lendemain de l'exposition initiale aux parasites, atteint un maximum 10 à 14 jours après et décroît en plusieurs semaines. L'infestation initiale par des miracidiums irradiés (inhibition des rédies) conduit également à la formation de MIS, mais à un taux inférieur.

Il ne semble cependant pas que le facteur MIS provenant des extraits tissulaires soit le même que celui issu de l'hémolymphe. Les extraits tissulaires paraissent avoir une action léthale et lytique ; les substances extraites de l'hémolymphe, elles, ont une action immobilisante mais non léthale.

3 - Rôle opsonique de l'hémolymphe.

Au cours de la phagocytose chez les Vertébrés, les particules étrangères sont fixées sur les phagocytes soit directement soit par l'intermédiaire d'opsonines, substances qui permettent leur reconnaissance. Les opsonines de Vertébrés sont le composant C_3 du complément ainsi que les IgG et les IgM.

L'hémolymphe d'Invertébrés contient aussi des substances opsonisantes qui favorisent la phagocytose de particules étrangères. Chez les Mollusques en particulier, plusieurs auteurs dont Sminia *et al.* (1979*a*) montrent que la phagocytose est conditionnée par 2 facteurs :
- la présence d'opsonines dans le sérum,
- la présence à la surface des amoebocytes de récepteurs capables de fixer les particules opsonisées.

Les facteurs opsonisants qui existent dans le sérum et dans la glande de l'albumine d'*Helix pomatia* pourraient être des hémagglutinines (Renwrantz et Mohr, 1978). Cependant le sérum d'*Otala lactea*, bien que dépourvu d'agglutinines, stimule la phagocytose de levures formolées (Anderson et Good, 1976).

Cas des encapsulations *in vitro*. - Bayne *et al.* (1980*a* et *b*) étudient l'action *in vitro* du sérum et des amoebocytes de *B. glabrata* de souches résistante ou susceptible à l'égard des sporocystes de *S. mansoni* obtenus *in vitro*. Les sporocystes peuvent subsister dans le sérum de *Biomphalaria* aussi bien résistants que susceptibles. Dans l'hémolymphe complète de Mollusques susceptibles, les sporocystes restent intacts. Placés dans l'hémolymphe complète de Mollusques résistants, les sporocystes sont entourés par les amoebocytes qui détruisent leur tégument.

Une deuxième série d'expériences montre que des amoebocytes de mollusques susceptibles deviennent cytotoxiques pour les sporocystes de *S. mansoni* quand ils sont placés dans le sérum de mollusques résistants. D'autre part, les amoebocytes de mollusques résistants conservent leurs propriétés cytotoxiques quand ils sont placés dans du sérum de mollusques susceptibles ou même dans un milieu synthétique. Les auteurs concluent à la présence dans le sérum d'une agglutinine cytophile se retrouvant aussi sur la membrane des amoebocytes ou capable de s'y fixer. Les répercussions de cette hypothèse sur l'interprétation des phénomènes de susceptibilité ou de résistance seront discutés plus loin.

4 - Agglutinines des Mollusques.

On a très tôt signalé la présence d'agglutinines dans le milieu intérieur des

Invertébrés et en particulier de nombreux Mollusques. Ainsi l'hémolymphe de *Viviparus malleatus* contient des agglutinines pour les globules rouges du Lapin (Cheng et Sanders, 1962). Les extraits de la glande de l'albumine des Gastéropodes : *Otala lactea, Helix pomatia* et *H. aspersa* réagissent avec des globules rouges humains du groupe A (Boyd *et al.*, 1966 ; Uhlenbruck *et al.*, 1972). Des agglutinines du même type ont été mises en évidence dans l'hémolymphe de *Aplysia californica* (Pauley *et al.*, 1971).

Gilbertson et Etges (1967) démontrent que l'hémolymphe de *B. glabrata* possède des propriétés hémagglutinantes. Stanilawski *et al.* (1976) testent l'activité de l'hémolymphe de *Biomphalaria glabrata* sur des lots de globules rouges humains appartenant aux divers groupes sanguins, mais obtiennent des résultats variables ; ces hémagglutinines ne paraissent pas spécifiques des groupes A, B, O. Stein et Basch (1979) isolent de l'hémolymphe, de la glande de l'albumine et des oeufs de *B. glabrata* (souche susceptible) une hémagglutinine qui montre une spécificité pour les hématies A_1 et A_2 ainsi que pour les sporocystes, cercaires et miracidiums de *S. mansoni*.

Stanislawski *et al.* (1976) mettent aussi en évidence dans le sérum de *B.glabrata* plusieurs glycoprotéines, molécules dont la nature de la partie glucidique est indiquée par sa spécificité pour des agglutinines : anti-A (N-acétylgalactosamine), anti-B (galactosyl), anti-H_{eel} (fucose).

Renwrantz et Cheng (1977) montrent sur les amoebocytes d'*Helix pomatia* des sites récepteurs d'agglutinines comprenant du galactose, du fucose, du mannose, du glucose et de l'acide N-acétylneuraminique.

PROBLEMES DE SPECIFICITE ; RESISTANCE ET SUSCEPTIBILITE

Dans le cas de *Biomphalaria glabrata* et de *Schistosoma mansoni* c'est au niveau de souches de l'hôte ou du parasite que se manifeste la spécificité. Ainsi certaines souches de *B. glabrata* présentent une résistance naturelle ou innée à *S. mansoni* alors que d'autres sont susceptibles (Lie *et al.*, 1979).

Newton (1953), Richards (1975) montrent que la susceptibilité à *S. mansoni* est un caractère héréditaire dont on peut faire une étude génétique.

Résistance naturelle. - Les miracidiums peuvent pénétrer dans les mollusques de souche résistante, mais les sporocystes sont détruits après un temps assez court, une dizaine de jours, pour *Echinostoma lindoense* chez *B. glabrata* (Lie et Heyneman, 1975).

Résistance acquise. - Lie et Heyneman (1976*a*) montrent que la résistance d'un mollusque va se trouver renforcée après une première exposition au parasite. Le mollusque est sensibilisé et ses réactions seront plus rapides et plus intenses lors de nouveaux contacts avec le parasite. Chez le mollusque sensibilisé par *E. lindoense*, la pénétration des miracidiums est deux fois moindre ; la vitesse de migration des sporocystes est réduite, ces derniers seront donc encapsulés au niveau du pied sans migrer jusqu'au coeur.

La résistance acquise est spécifique : *B. glabrata* sensibilisé à *E. lindoense* reste susceptible à d'autres Trématodes ; il présente cependant une résistance accrue à

E. paraensei et *E. liei*, espèces très voisines de *E. lindoense* (Lie et Heyneman, 1975).

La sensibilisation peut être obtenue aussi bien avec des miracidiums irradiés (qui ne donneront pas de rédies) qu'avec des miracidiums normaux (Lie *et al.*, 1975).

La sensibilisation n'est effective que si tous les sporocystes de la première infestation sont détruits lors de la seconde exposition. Si des sporocystes vivants subsistent à ce moment, le mollusque perd sa résistance (Lie et Heyneman, 1976*c* ; 1979*a*).

Modifications de la résistance. - La survie de sporocystes de *E. lindoense* est prolongée chez des mollusques qui hébergent déjà d'autres Echinostomes ou *S. mansoni*.

La résistance naturelle de certaines souches de *B. glabrata* vis à vis de *S. mansoni* est supprimée lorsque ces mollusques contiennent déjà des sporocystes issus de miracidiums irradiés de *E. paraensei*. Les sporocystes de *S. mansoni* sont alors protégés ; mais cet effet temporaire cesse après la disparition des sporocystes irradiés. Cet effet varie selon les espèces d'Echinostomes, *E. paraensei* donnant une meilleure protection que *E. liei* ou *E. lindoense* (Lie et Heyneman, 1979*b*).

La résistance acquise à un parasite, *E. lindoense*, peut aussi être réduite par la présence d'autres parasites, *P. segregatum* ou *S. mansoni* (Lie et Heyneman, 1977). Lorsque la réaction est évitée, les amoebocytes qui semblent avoir perdu la capacité de reconnaître le Trématode, s'accumulent dans des régions dont le parasite est absent.

Ainsi les sporocystes qui ont évité l'encapsulation semblent protéger d'autres parasites de l'activité des amoebocytes (Lie et Heyneman, 1976*c*).

D'après leurs expériences, Lie et Heyneman, pensent que la résistance naturelle (juvénile ou adulte) et la résistance acquise dépendraient d'un mécanisme commun de reconnaissance entre le parasite et les cellules de son hôte.

Mécanismes. - Les diverses approches du problème des réactions des Mollusques envers les Trématodes mettent en relief des phénomènes concernant la surface du parasite et celle des amoebocytes de l'hôte.

Ainsi, les Mollusques hôtes présentent des fractions protéiques communes avec leur parasite comme le montre l'analyse en immunoélectrophorèse. Ces fractions sont peut-être le reflet de la spécificité en ce qu'elles sont présentes dans chaque partenaire avant l'infestation. Mais on sait aussi que le parasite peut acquérir des déterminants antigéniques de son hôte Invertébré au cours de son évolution dans les tissus de ce dernier (Benex et Gantier, 1976). Des techniques d'immunofluorescence ont montré que ni les miracidiums qui pénètrent chez *B. glabrata*, ni les sporocystes primaires ne possèdent le déterminant antigénique Planorbe. Au cours de leur migration, les sporocystes secondaires l'acquièrent et lors de leur émission, les cercaires possèdent en surface un antigène Planorbe. Ce mécanisme a une double fonction :

- la régulation de l'infestation qui, trop importante, conduirait à la mort du mollusque,
- l'établissement d'un état de tolérance réalisé par l'acquisition d'un "masque".

Pour Basch (1976), le problème de résistance ou de réceptivité de *B. glabrata* pour *S. mansoni* se ramène à un problème de compatibilité entre les lectines de l'hémolymphe et les groupements glucidiques présents à la surface du parasite.

Heyneman *et al.* (1971), Stanislawski *et al.* (1976), Stein et Basch (1979) pensent que les agglutinines du Planorbe jouent un rôle primordial dans la susceptibilité à l'infestation par *S. mansoni* : ces facteurs circulants reconnaitraient des récepteurs spécifiques (glycoprotéines) à la surface du parasite et masqueraient ce dernier au système de défense cellulaire du mollusque.

D'après les résultats de leurs expériences *in vitro*, Bayne *et al.* (1980*b*) pensent que les agglutinines du Planorbe reconnaîtraient spécifiquement les groupements glucidiques récepteurs sur les jeunes Schistosomes et permettraient l'attachement et l'effet lytique des amoebocytes.

Cependant Yoshino et Cheng (1978) montrent que les miracidiums de *S. mansoni* possèdent des récepteurs de surface pour la Concanavaline A, pour les agglutinines anti-H_{eel}, anti-A_{Db} et anti-A_{homme}. Après la transformation en sporocyste, on ne peut plus détecter les récepteurs anti-H_{eel} ou anti-A_{humain}, tandis que ceux pour la ConA et anti-A_{Db} persistent. L'évolution du miracidium en sporocyste primaire a donc entraîné une modification de la surface du parasite pouvant expliquer certains phénomènes de tolérance.

CONCLUSION

Considérés par rapport la phylogenèse des réactions de défense chez les Invertébrés, les Mollusques présentent un type de résistance mobilisant à la fois des moyens humoraux où les hémagglutinines paraissent avoir un rôle important et des réactions cellulaires encore mal explicitées, mais déterminantes.

Ceci implique de mieux connaître les caractères des cellules du Mollusque engagées dans les réactions de défense telles que phagocytose ou encapsulation avec ou sans lyse, en tenant compte de médiateurs humoraux.

Au cours des parasitoses, l'étude des interactions au niveau des surfaces membranaires des parasites et des cellules des mollusques doit également apporter des éclaircissements sur des modalités de mise en place des mécanismes de refus ou d'acceptation et faire mieux comprendre la spécificité hôte-parasite.

D'après des résultats préliminaires, les phénomènes d'acquisition de déterminants antigéniques de l'hôte, de camouflage par la mise en place d'un "masque", bien connus au niveau de l'hôte Vertébré, semblent également exister chez les Invertébrés.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABDUL-SALAM, J.M. et MICHELSON, E.H., 1980 - *Biomphalaria glabrata* amoebocytes : effect of *Schistosoma mansoni* on *in vitro* phagocytosis. *J. Invert. Pathol.*, 35: 241-248.

ANDERSON, R.S. et GOOD, R.A., 1976 - Opsonic involvement of phagocytosis by Mollusk hemocytes. *J. Invert. Pathol.*, 27: 57-64.

BASCH, P.F., 1976 - Parasitological review : Intermediate host specificity in *Schistosoma mansoni*. *Exptl. Parasitol.*, 39: 150-169.

BAYNE, Ch.J., BUCKLEY, P.M. et DeWAN, P.C., 1980*a* - Macrophage like hemocytes of resistant *Biomphalaria glabrata* are cytotoxic for sporocysts of *Schistosoma mansoni*. *J. Parasitol.*, 66: 413-419.

BAYNE, Ch. J., BUCKLEY, P.M. et DeWAN, P.C., 1980*b* - *Schistosoma mansoni* : Cytotoxicity of hemocytes from susceptible snail hosts for sporocysts in plasma from resistant *Biomphalaria glabrata*. *Exptl. Parasitol.*, 50: 409-416.

BENEX, J. et GANTIER, J.C., 1976 - Antigènes de membrane et étude des relations immunologiques hôte-parasite dans la bilharziose. *C. R. Soc. Fr. Parasitol.*, vol. 1: 2.

BENEX, J. et LAMY, L., 1959 - Immobilisation des miracidiums de *Schistosoma mansoni* par des extraits de Planorbe. *Bull. Soc. Pathol. Ex.*, 52: 188-193.

BOYD, W.C., BROWN, R. et BOYD, L.G., 1966 - Agglutinins for human erythrocytes in Molluscs. *J. Immunol.*, 96: 301-303.

CHENG, T.C., 1975 - Functional morphology and biochemistry of molluscan phagocytes. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 266: 343-379.

CHENG, T.C., 1977 - The role of hemocytic hydrolases in the defense of molluscs against invading parasites. *Haliotis*, 8: 193-209.

CHENG, T.C. et AULD, K.R., 1977 - Hemocytes of the Pulmonate Gastropod *Biomphalaria glabrata*. *J. Invert. Pathol.* 30: 119-122.

CHENG, T.C., BUTLER, M.S., GUIDA, V.G. et GERHART, P.L., 1979 - A scanning electron microscope study of the pseudopodia of *Biomphalaria glabrata* granulocytes. *J. Invert. Pathol.*, 33: 118-120.

CHENG, T.C. et GUIDA, V.G., 1980*a* - Hemocytes of *Bulinus truncatus rohlfsi* (Mollusca :Gastropoda). *J. Invert. Pathol.*, 35: 158-167.

CHENG, T.C. et GUIDA, V.G., 1980*b* - Behavior of *Bulinus truncatus rohlfsi* hemocytes (Gastropoda : Pulmonata). *Trans. Am. micr. Soc.*, 99: 101-110.

CHENG, T.C., HUANG, J.W., KARADOGAN, H., RENWRANTZ, L.R. et YOSHINO, T.P., 1980 - Separation of Oyster hemocytes by density gradient centrifugation and identification of their surface receptors. *J. Invert. Pathol.*, 36: 35-40.

CHENG, T.C. et SANDERS, B.G., 1962 - Internal defense mechanisms in Mollusks and an electrophoretic analysis of a naturally occuring serum hemagglutinin in *Viviparus malleatus* Reeve. *Proc. Penn. Acad. Sci.*, 36: 72-83.

DUSANIC, D.G. et LEWERT, R.M., 1963 - Alterations of proteins and free amino acids of *Australorbis glabratus* hemolymph after exposure to *Schistosoma mansoni* miracidia. *J. Infect. Dis.*, 112: 243-246.

FENG, S.Y. et CANZONIER, W.J., 1970 - Humoral responses in the american oyster (*Crassostrea virginica*) infected with *Bucephalus sp.* and *Minchinia nelsoni*. *In A Symposium on Diseases of Fishes and Shellfishes*. S.F. Snieszko Ed.: 497-510. American Fisheries Society, Washington, D.C.

FOLEY, D.A. et CHENG, T.C., 1972 - Interaction of molluscs and foreign substances : the morphology and behavior of hemolymph cells of the american oyster, *Crassostrea virginica*, *in vitro*. *J. Invert. Pathol.*, 19: 383-394.

GILBERTSON, D.E. et ETGES, F.J., 1967 - Haemagglutinins in the hemolymph of planorbid snails. *Amer. J. Trop. Med. Hyg.*, 61: 144-147.

GRESS, F.M. et CHENG, T.C., 1973 - Alterations in total serum proteins and protein fractions in *Biomphalaria glabrata* parasitized by *Schistosoma mansoni*. *J. Invert. Pathol.*, 22: 389-390.

HARRIS, K.R., 1975 - The fine structure of encapsulation in *Biomphalaria glabrata*. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 266: 446-464.

HEYNEMAN, D., FAULK, W.P., et FUDENBERG, H.H., 1971 - *Echinostoma lindoense*: larval antigens from the snail intermediate host, *Biomphalaria glabrata*. *Exptl. Parasitol.*, 29: 480-492.

HOSAKA, Y. et BERRY, E.G., 1975 - Schistosome miracidial immobilization caused by tissue extracts prepared from various species or strains of snails. *Japan. J. Parasit.*, 24: 318-331.

JEONG, K.H. et HEYNEMAN, D., 1976 - Leukocytes of *Biomphalaria glabrata*: morphology and behavior of granylocytic cells *in vitro*. *J. Invert. Pathol.*, 28: 357-362.

KINOTI, G.K., 1971 - Observations of the infection of bulinid snails with *Schistosoma mattheei*. II. The mechanism of resistance to infection. *Parasitology*, 62: 161-170.

KRUPA, P.L., LEWIS, L.M., et Del VECCHIO, P., 1977 - *Schistosoma haematobium* in *Bulinus guernei* : Electron microscopy of Hemocyte-Sporocyst interactions. *J. Invert. Pathol.*, 30: 35-45.

LEE, F.O. et CHENG, T.C., 1972 - *Schistosoma mansoni*: alterations in total protein and hemoglobin in the hemolymph of infected *Biomphalaria glabrata*. *Exptl. Parasitol.*, 31: 203-216.

LIE, K.J. et HEYNEMAN, D., 1975 - Studies on resistance in snails : a specific tissue reaction to *Echinostoma lindoense* in *Biomphalaria glabrata* snails. *Int. J. Parasit.*, 5: 621-626.

LIE, K.J. et HEYNEMAN, D., 1976*a* - Studies on resistance in snails. 3. Tissue reactions to *Echinostoma lindoense* sporocysts in sensitized and resensitized *Biomphalaria glabrata*. *J. Parasit.*, 62: 51-58.

LIE, K.J. et HEYNEMAN, D., 1976*b* - Studies on resistance in snails. 5.Tissue reactions to *Echinostoma lindoense* in naturally resistant *Biomphalaria glabrata*. *J. Parasit.*, 62: 292-297.

LIE, K.J. et HEYNEMAN, D., 1976*c* - Studies on resistance in snails. 6. Escape of *Echinostoma lindoense* from encapsulation in the snail heart and subsequent loss of the host's ability to resist infection by the same parasite. *J. Parasit.*, 62: 298-302.

LIE, K.J. et HEYNEMAN, D., 1977 - *Schistosoma mansoni*, *Echinostoma lindoense* and *Paryphostomum segregatum* : Interference by Trematodes larvae with acquired resistance in snails, *Biomphalaria glabrata*. *Exptl. Parasit.*, 42: 343-347.

LIE, K.J. et HEYNEMAN, D., 1979*a* - Acquired resistance to echinostomes in four *Biomphalaria glabrata strains*. *Int. J. Parasit.*, 9 : 533-538.

LIE, K.J. et HEYNEMAN, D., 1979*b* - Capacity of irradiated Echinostome sporocysts to protect *Schistosoma mansoni* in resistant *Biomphalaria glabrata*. *Int. J. Parasit.*, 9: 539-543.

LIE, K.J., HEYNEMAN, D., et JEONG, K.H., 1976*a* - Studies on resistance in snails. 4. Induction of ventricular capsules and changes in the amoebocyte-producing organ during sensitization of *Biomphalaria glabrata* snails. *J. Parasit.*, 62: 286-291.

LIE, K.J., HEYNEMAN, D. et JEONG, K.H., 1976*b* - Studies on resistance in snails. 7. Evidence of interference with defense reaction in *Biomphalaria glabrata* by Trematode larvae. *J. Parasit.*, 62: 608-615.

LIE, K.J., HEYNEMAN, D. et LIM, H.K., 1975 - Studies on resistance in snails : specific resistance induced by irradiated miracidia of *Echinostoma lindoense* in *Biomphalaria glabrata* snails. *Int. J. Parasit.*, 5: 627-632.

LIE, K.J., HEYNEMAN, D. et RICHARDS, C.S., 1979 - Specificity of natural resistance to Trematode infections in *Biomphalaria glabrata*. *Int. J. Parasit.*, 9: 529-532.

LIE, K.J., HEYNEMAN, D. et YAU, P., 1975 - The origin of amoebocytes in *Biomphalaria glabrata*. *J. Parasit.*, 61: 574-576.

LIE, K.J., JEONG, K.H. et HEYNEMAN, D., 1980 - Inducement of miracidia-immobilizing substance in the hemolymph of *Biomphalaria glabrata*. *Int. J. Parasit.*, 10: 183-188.

McDALE, J.E. et TRIPP, M.R., 1967*a* - Lysozyme in the hemolymph of the oyster *Crassostrea virginica*. *J. Invert. Pathol.*, 9: 531-535.

McDALE, J.E. et TRIPP, M.R., 1967*b* - Lysozyme in the oyster mantle mucus. *J. Invert. Pathol.*, 9: 581-582.

MICHELSON, E.M., 1964 - Miracidia-immobilizing substances in extracts prepared form snails infected with *Schistosoma mansoni*. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 13: 36-42.

NEWTON, W.L., 1953 - The inheritance of susceptibility to infection with *Schistosoma mansoni* in *Australorbis glabratus*. *Exptl. Parasit.*, 2: 242-257.

PAN, C., 1965 - Studies on the host parasite relationship between *Schistosoma mansoni* and the snail *Australorbis glabratus*. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 14: 931-976.

PAULEY, G.B., GRANGER, G.A. et KRASSNER, S.M., 1971 - Characterization of a natural agglutinin present in the hemolymph of the California sea hare, *Aplysia californica*. *J. Invert. Pathol.*, 18: 207-218.

RENWRANTZ, L.R. et CHENG, T.C., 1977 - Identification of agglutinin receptors on hemocytes of *Helix pomatia*. *J. Invert. Pathol.*, 29: 88-96.

RENWRANTZ, L.R. et MOHR, W., 1978 - Opsonizing effects of serum and albumin gland extracts on the elimination of human erythrocytes from the circulation of *Helix pomatia*. *J. Invert. Pathol.*, 31: 164-170.

RICHARDS, C.S., 1975 - Genetic studies of pathologic conditions and susceptibility to infection in *Biomphalaria glabrata*. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 266: 394-410.

RODRICK, G.E., BLAKE, N.A., VINCENT, A.L. et SODEMAN, W.A., 1980 - Studies on marine molluscan hemolymph cells. *Trans. Amer. micr. Sci.*, 99: 236.

RUDDELL, C.L., 1971 - The fine structure of oyster agranular amoebocytes from regenerating mantle wounds in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *J. Invert. Pathol.*, 18: 260-268.

SALTON, M.R.J., 1957 - The properties of lysozyme and its actions on microorganisms. *Bact. Fev.*, 21: 82-99.

SCHMEER, M.R. et BERRY, G., 1965*a* - Mercenene : a preliminary investigation of the cytological effects of this antitumor agent extracted from *Mercenaria mercenaria* in the Krebs-II carcinoma. *Biol. Bull.*, 129: 420.

SCHMEER, M.R. et BERRY, G., 1965*b* - Mercenene : growth inhibitor extracted from *Mercenaria campechiensis*. *In vivo* and *in vitro* activity. *Biol. Bull.*, 129: 420-421.

SCHMEER, M.R. et HUALA, C.V., 1965 - Mercenene: *in vivo* effects of Mollusc extract on the sarcoma 180. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 118: 603-610.

SMINIA, T., 1972 - Structure and function of blood and connective tissue cells of the freshwater pulmonate *Lymnaea stagnalis* studied by electron microscopy and enzyme histochemistry. *Z. Zellforsch.*, 130: 497-526.

SMINIA, T., BORGHART-REINDERS, E. et van der LINDE, A.W., 1974 - Encapsulation of foreign materials experimentally introduced in the freshwater snail *Lymnaea stagnalis*. An electron microscopic and autoradiographic study. *Cell Tissue Res.*, 153: 307-326.

SMINIA, T., van der KNAAP, W.P.W. et EDELENBOSCH, P., 1979*a* - The role of serum factors in phagocytosis of foreign particles by blood cells of the freshwater snail *Lymnaea stagnalis*. *Dev. and Comp. Imm.*, 3: 37-44.

SMINIA, T., van der KNAAP, W.P.W. et KROESE, F.G.M., 1979*b* - Fixed phagocytes in the freshwater snail *Lymnaea stagnalis*. *Cell Tissue Res.*, 196: 545-548.

STANISLAWSKI, E., RENWRANTZ, L. et BECKER, W., 1976 - Soluble blood group reactive substances in the hemolymph of *Biomphalaria glabrata*. *J. Invert. Pathol.*, 28: 301-308.

STEIN, P.C. et BASCH, P.F., 1979 - Purification and binding properties of hemagglutinin from *Biomphalaria glabrata*. *J. Invert. Pathol.*, 33: 10-18.

STUMPF, J.F. et GILBERTSON, D.E., 1978 - Hemocytes of *Biomphalaria glabrata* : factors affecting variability. *J. Invert. Pathol.*, 32: 177-181.

STUMPF, J.F. et GILBERTSON, D.E., 1980 - Differential leukocytic responses of *Biomphalaria glabrata* to infection with *Schistosoma mansoni*. *J. Invert.Pathol.*,35: 217-218.

TRIPP, M.R., 1960 - Mechanisms of removal of injected microorganisms from the american oyster *Crassostrea virginica*. *Biol. Bull.*, 119: 273-282.

TRIPP, M.R., 1961 - The fate of foreign material experimentally introduced into the snail *Australorbis glabratus*. *J. Parasitol.*, 47: 745-751.

UHLENBRUCK, G., PARDOE, G.I., PROKOP, O. et ISHIYAMA, I., 1972 - The serological specificity of snails agglutinins (protectins). *Anim. Blood Groups Biochem. Genet.*, 3: 125-139.

YOSHINO, T.P. et CHENG, T.C., 1978 - Snail host-like antigens associated with surface membranes of *Schistosoma mansoni* miracidia. *J. Parasit.*, 64: 752-754.

HALIOTIS, 11, 1981
p. 63 à 72

CONTRIBUTION A L'ETUDE DES SYSTEMES AMINERGIQUES DU PIED DU GASTEROPODE PULMONE BASOMMATOPHORE *Bulinus truncatus* AUDOUIN

par
Paul BRISSON*, Hans Georg HARTWIG** et Jean REGONDAUD*
*Laboratoire de Zoologie et Biologie Cellulaire, 40, Avenue du Recteur Pineau, 86022 POITIERS CEDEX, France.
**Zentrum für Anatomie und Cytobiologie, Justus Liebig Universität GIESSEN, Bundesrepublik Deutschland.

ABSTRACT

AMINERGIC SYSTEMS IN THE FOOT OF THE BASOMMATOPHORAN PULMONATE GASTROPOD *Bulinus truncatus* AUDOUIN.

By means of histochemical fluorescence, microspectrofluorometric methods, and radioautographic approach, catecholamine containing elements have been demonstrated in the foot of *B. truncatus*. Microspectrofluorometric recordings have shown that the paraformaldehyde induced fluorophores in foot fibers belong to the norepinephrine/epinephrine group. The present study suggests that the foot sole is under the control of a double catecholaminergic system : (a) nerve trunks originating from pedal ganglions which give rise to aminergic fibers branching extensively to form a loose network, (b) a subepithelial aminergic plexus containing both small neurons and their processes and sensory cells. The free endings of these sensory cells characterized by long "striated roots", extend between the epithelial cells. The mechanisms involved in ciliary locomotion and roles of the network and peripheral plexus are examined and discussed.

Mots clefs : Mollusques - Pied - Systèmes aminergiques.
Key words : Molluscs - Foot - Aminergic systems.

INTRODUCTION

Les amines biogènes ont fait l'objet de nombreux travaux chez les Gastéropodes. Au cours de recherches récentes menées sur *Bulinus truncatus* (Audouin) (Brisson et Collin, 1977, 1980 ; Brisson *et al.*, 1977 ; Hartwig *et al.*, 1980), nous avons, d'une part, confirmé des observations effectuées chez d'autres espèces et, d'autre part, mis en évidence des systèmes aminergiques nouveaux, en particulier, dans l'appareil génital et dans le pied.

Les résultats concernant l'appareil génital ont été exposés dans les publications précédemment citées ; ceux relatifs au pied, font l'objet du présent exposé. Pour cette étude, nous avons utilisé la technique de fluorescence accompagnée de tests pharmacologiques pour localiser les éléments aminergiques, et la méthode microspectrofluorimétrique pour préciser la nature des amines. Ces résultats ont pu être étayés, en microscopie photonique, par la technique radioautographique. Les observations, en microscopie électronique, permettent de caractériser des types cellulaires susceptibles d'appartenir à ces systèmes aminergiques dont la présence soulève de nombreux problèmes qui sont évoqués dans la discussion.

MATERIEL ET METHODES

1. Animaux

Ce sont des spécimens matures de l'espèce exotique *Bulinus truncatus* (Audouin) élevés au laboratoire, dans des bacs d'eau douce à la température de 25°C, que nous avons prélevés, au printemps et en été, pour nos observations. Ils sont soumis à l'éclairement naturel et nourris de salade fraîche.

2. Méthode de Falck et Hillarp et tests de spécificité

Les organes prélevés (céphalopodium ou diverses parties du pied) sont plongés dans l'isopentane refroidi par de l'azote liquide puis immergés dans ce dernier pendant 15 minutes. Ils sont ensuite placés pendant 24 à 36 heures sur la platine, à -35°C, d'un lyophilisateur "Edwards EPD3". Puis, après condensation pendant 2 à 3 heures à 80°C des monoamines par le paraformaldéhyde (Merck), les échantillons sont inclus, sous vide, dans la paraffine pour être débités en coupes de 7 à 8 µm. Ces dernières, montées dans l'entellan (Merck) ou dans la paraffine liquide (Bayol F., Serva) sont observées au microscope "Leitz Orthoplan" équipé de filtres BG12 et H530 et photographiées sur film Kodak.

Pour vérifier la spécificité des fluorophores, certains animaux sont soumis, durant 18 à 48 heures, à l'action des drogues suivantes, dissoutes dans l'eau d'élevage : réserpine (Serpasil, Ciba) à raison de 0,1 mg/ml et nialamide (Niamid, Pfizer-Clin) à raison de 1 mg/ml. Enfin, certains spécimens, après lyophilisation, ne sont pas traités au paraformaldéhyde, et quelques préparations sont réhydratées avant l'observation.

3. Technique microspectrofluorimétrique

Les mesures d'excitation et d'émission sont effectuées à l'aide d'un microspectrophotomètre "Beckman Instruments MS 1206" avec comme source de lumière une lampe au Xénon. Les détails techniques ont déjà été exposés dans des publications antérieures (Hartwig *et al.*, 1980 et références).

4. Technique radioautographique

Le précurseur est la dopamine-^{3}H-1,2, d'activité spécifique 20 Ci/mMole (C.E.A. Saclay) en solution aqueuse. Elle est utilisée à la concentration de 50 µCi/ml dans l'eau d'élevage additionnée de 0,1 % d'acide ascorbique comme antioxydant. Après 20 minutes d'incubation, les pièces sont fixées selon la technique utilisée pour la microscopie électronique. Les coupes semi-fines recouvertes d'émulsion Ilford K5 sont révélées après 2 ou 3 semaines d'exposition par le D19 Kodak (pour plus de détail voir Brisson et Collin, 1980).

5. Microscopie électronique

Les fixation sont réalisées par immersion dans le tétroxyde d'osmium à 1,5 % dans le tampon Millonig à pH = 7,4 pendant 2 heures à la température de 4°C. Après déshydratation à l'acétone et inclusion dans l'araldite, les pièces sont débitées avec l'ultramicrotome "Reichert OMU 2" en coupes ultrafines. Ces dernières, après double constraste acétate d'uranyle-citrate de plomb sont observées au microscope "Hitachi HU 11 Cs".

RESULTATS

1. Rappel sur l'organisation générale du pied

Fondamentalement, chez les Gastéropodes, la locomotion est assurée par le pied dont le contact avec le substrat est établi par la sole pédieuse qui constitue la surface de reptation. Cette locomotion peut s'effectuer selon deux modalités : musculaire ou ciliaire ; cette dernière,à de rares exceptions, est celle présentée par les Basommatophores. Nos observations, quant à l'organisation générale du pied de *Bulinus truncatus* sont en accord avec celles décrites par de nombreux auteurs sur d'autres espèces telles *Lymnaea stagnalis, Biomphalaria pfeifferi, Bulinus tropicus* (Zylstra, 1972a et b ; Sminia *et al.*, 1973 ; Janse, 1974 ; Plesch, 1977a et b ; Stiglingh et Van Eeden, 1976).

L'épithélium unistratifié constituant la sole pédieuse repose sur une lame basale ; il est constitué essentiellement de cellules ciliées plus hautes sur les bords du pied (environ 13 µm) qu'au centre (environ 9 µm); quelques cellules à microvillosités sont présentes ; les mucocytes intraépithéliaux semblent très rares. Par contre, de nombreuses cellules glandulaires sous-épithéliales, très variées, s'enfoncent profondément dans le feutrage conjonctivo-musculaire et viennent déboucher en surface, insinuant leur prolongement entre les cellules épithéliales. Elles contribuent à l'élaboration du mucus qui recouvre la surface de locomotion. La majeure partie des constituants internes du pied est formée par un feutrage de cellules musculaires lisses et de tissu conjonctif baignant dans des lacunes hémocoeliennes. On y observe également des types cellulaires variés, tels que cellules pigmentaires, amoebocytes, cellules bourrées de glycogène, ainsi que des sphérules de carbonate de calcium (Brisson et Collin, 1977). Enfin, des faisceaux de fibres nerveuses constituent un réseau en rapport principalement avec les ganglions pédieux.

2. Observations

Sur les coupes sériées du pied, traitées par la méthode de Falck et Hillarp (Fig. 1 et 2), nous avons mis en évidence des fluorophores verts situés essentiellement à deux niveau. Nous rappellerons qu'il faut corrélativement effectuer des observations sur des préparations de contrôle afin de déceler les éventuelles structures fluorescentes non aminergiques comme c'est le cas par exemple des sphérules de carbonate de calcium (Brisson et Collin, 1977). On s'adresse alors à des organes soit non traités par le paraformaldéhyde, soit traités par la réserpine dont l'action entraîne une déplétion des monoamines présentes. Par contre, la présence de telles monoamines est renforcée par l'action du nialamide qui inhibe l'activité monoamine-oxydasique.

Ainsi les structures dont la fluorescence est réellement due à la présence de monoamines s'observent :

- dans de gros troncs nerveux, à varicosités, situés très en profondeur, et très probablement issus des ganglions pédieux ; ils semblent constituer un réseau lâche dans l'assise conjonctivo-musculaire sous-épithéliale de la sole pédieuse (Fig. 1) ;
- dans une trame, très dense, épousant étroitement la base de l'épithélium de toute la surface de la sole et remontant même quelque peu sur les côtés du pied (Fig. 1 et 2).

Ici et là, s'observent quelques corps cellulaires à noyaux sombres et dont les prolongements également fluorescents sont difficiles à suivre mais semblent participer à la formation de la trame rappelant alors la structure d'un plexus nerveux. Certains prolongements s'enfoncent dans l'épithélium se dirigeant ainsi vers la surface de la sole. Enfin, il faut signaler la présence de quelques petites cellules, situées plus en profondeur et dont certains prolongements, grêles, atteignent la trame sous-épithéliale (Fig. 1 et 2).

Des mesures effectuées en microspectrofluorimétrie sur dix fibres font apparaître que les fluorophores induits par le paraformaldéhyde, après un traitement supplémentaire aux vapeurs d'HCl, montrent un spectre d'excitation caractéristique du groupe noradrénaline-adrénaline (discussion *in* Hartwig *et al.*, 1980).

Nous avons alors mis à profit les propriétés de captage que présentent les éléments aminergiques vis-à-vis de l'amine ou de son précurseur pour réaliser une étude radioautographique en utilisant la dopamine tritiée.

Les images observées en microscopie photonique après incorporation du précurseur (Fig. 3) font apparaître une remarquable correspondance avec celles obtenues en fluorescence à savoir, en allant de la profondeur du pied vers la sole, - de gros troncs variqueux se résolvant en réseau lâche sous-épithélial vers lequel se dirigent également les longs prolongements de rares cellules dispersées dans le feutrage conjonctivo-musculaire, - une assise très marquée soulignant la base de l'épithélium dans laquelle apparaissent des amas correspondant vraisemblablement à des corps cellulaires. Issus de cette assise, des prolongements pénètrent dans l'épithélium et atteignent la surface de la sole pédieuse.

Dans le feutrage conjonctivo-musculaire sous-épithélial se présentent de nombreuses sections de fibres nerveuses groupées en faisceaux ; ces fibres riches en microtubules et mitochondries montrent, par les diamètres variés (30 à 100 nm) des microvésicules soit claires, soit à coeur dense qu'elles renferment, les caractères d'une population hétérogène (Fig. 4). On observe également de nombreux contacts, sans différenciations à caractère synaptique (Brisson et Collin, 1980), entre des fibres et divers types cellulaires : musculaire (Fig. 5), glandulaire (Fig. 6) et épithélial cilié (Fig. 7). De petits neurones, de 8 à 10 µm (Fig. 8) à rapport nucléo-cytoplasmique élevé montrent un noyau à contour irrégulier renfermant de gros amas de chromatine dispersés dans le nucléoplasme ; l'enveloppe nucléaire est soulignée par du matériel dense aux électrons. Dans le cytoplasme peu abondant, à côté de mitochondries à crêtes transversales et de quelques lysosomes, on observe des dictyosomes souvent accompagnés de microvésicules claires ou à coeur dense. Des jonctions avec densification s'observvent entre ces cellules et des fibres nerveuses. Dans l'épithélium, entre les cellules ciliées, les cellules à microvillosités et les pôles apicaux des cellules glandulaires, nous avons observé des prolongements clairs (Fig. 9 et 10) qui rappellent les terminaisons nerveuses libres de type 6 décrites par Zylstra (1972b) sur le bord antérieur du pied de *Lymnaea stagnalis*. De faible diamètre (2 µm environ), ces prolongements atteignent la surface (Fig. 10) ou leur apex porte des microvillosités et au moins deux cils de type 9 + 2. Au contact des cellules adjacentes s'établissent des jonctions de type septé. Le cytoplasme de ces prolongements est caractérisé par de nombreuses mitochondries, par des microvésicules claires ou à

coeur dense et par de longues "racines ciliaires" à structure périodique (période d'environ 55 nm) qui se dirigent vers le corps cellulaire ; ce dernier, identifié dans deux cas, de petite taille (6 à 7 µm de diamètre) est localisé au-dessous de l'épithélium. Son noyau très volumineux renferme une chromatine répartie en amas denses alors que dans le cytoplasme réduit, on observe quelques lysosomes et dictyosomes accompagnés de nombreuses vésicules. Quelques fibres nerveuses pourvues également de microvésicules viennent au contact de ces corps cellulaires.

On constate ainsi une correspondance étroite entre ces divers éléments qui présentent des microvésicules nombreuses, soit claires, soit à coeur dense et les observations effectuées, soit en fluorescence, soit en radioautographie.

DISCUSSION

Les méthodes complémentaires de fluorescence, de microspectrofluorimétrie et de radioautographie en microscopie photonique, conduisent à des résultats convergents qui permettent d'apporter quelques réponses aux principaux objectifs de cette étude, à savoir : préciser la nature des amines et des éléments constituant le double système aminergique nouvellement identifié et émettre des hypothèses quant aux rôles et aux rapports éventuels des deux ensembles structuraux observés.

La mise en évidence, dans le pied de *B. truncatus*, de catécholamines du groupe noradrénaline-adrénaline fournit un exemple supplémentaire de la présence, peu fréquente, de ces types de monoamines chez les Mollusques (Welsh, 1972 ; Cardot, 1979).

D'après les données obtenues en fluorescence et radioautographie, les (ou le) neuromédiateurs sont localisés à deux niveaux structuraux :

- l'un d'origine centrale, constitué par de gros troncs nerveux issus des ganglions pédieux et se résolvant en un réseau lâche sous-épithélial. Il est à noter que des neurones catécholaminergiques ont été localisés dans ces ganglions (Brisson et Collin, 1977). Etant donné la diversité de taille des microvésicules observées dans les fibres de ces troncs, il est probable que nous sommes en présence d'un ensemble hétérogène que la radioautographie à haute résolution pourrait nous permettre d'analyser ;
- l'autre, périphérique, constitue un plexus infra-épithélial qui, jusqu'à présent, ne semble pas avoir été reconnu chez les Basommatophores (Bullock et Horridge, 1965). A ce niveau, nous avons pu caractériser deux types cellulaires : l'un constitué par de petits neurones dont la richesse en microvésicules nous les fait considérer comme étant les corps cellulaires aminergiques observés, l'autre, constitué par des cellules de type neurosensoriel, caractérisées par leur prolongement (interprétable comme une expansion dendritique modifiée) atteignant la surface de la sole pédieuse et rappelant le pôle transducteur des terminaisons nerveuses libres de type 6 décrites chez *Lymnaea stagnalis* par Zylstra (1972b). Dans ces dernières, l'auteur signale le nombre important de microvésicules à coeur dense, ayant l'apparence de granules de neurotransmetteur ; de plus, il souligne la difficulté, également rencontrée ici, à identifier les corps cellulaires correspondants. Par ailleurs, il ne nous

a pas été permis de mettre en évidence, à partir de ces cellules, un prolongement de type axonique. Un des caractères les plus apparents de ces expansions est la présence des éléments longitudinaux à structure périodique correspondant, très probablement, à de très longues "racines ciliaires". De telles différenciations ont été signalées dans des cellules sensorielles des "lèvres" du Céphalopode *Lolliguncula brevis* (Emery, 1975) et des tentacules palléaux du Prosobranche *Notoacmea scutum* (Phillips, 1979). Chez les Vertébrés de telles structures ont été décrites dans les photorécepteurs du Cobaye (Spira et Milman, 1979) et dans des cellules neurosensorielles du poumon de *Bufo marinus* (Rogers et Haller, 1980). Dans le cas du Cobaye, les auteurs suggèrent trois fonctions possibles à ces très longues "racines ciliaires" : ancrage du cil, propagation d'influx entre le segment externe et le pédicule synaptique, propriétés contractiles. Cet ensemble de caractères incite donc à considérer ce type cellulaire comme sensoriel mécano- ou chémorécepteur et aminergique.

LEGENDE DES FIGURES

Fig. 1 et 2. Coupes dans la sole pédieuse ; mise en évidence des éléments catécholaminergiques à fluorescence verte (Méthode de Falck et Hillarp). Corps cellulaire et prolongement en position infraépithéliale, *ci* ou profonde, *cp* ; *CM*, feutrage conjonctivo-musculaire ; *E*, épithélium ; *i*, prolongement cellulaire intraépithélial ; *s*, sphérule autofluorescente de carbonate de calcium ; *t*, tronc nerveux.

Fig. 3. Préparation (non colorée) de la sole pédieuse montrant une incorporation de dopamine ^{3}H au niveau des éléments catécholaminergiques ; comparer avec les Fig. 1 et 2.

Fig. 4. Coupe transversale d'un faisceau de fibres nerveuses. *mvc* et *mvd*, microvésicule respectivement claire et à coeur dense ; *ng*, noyau d'une cellule "gliale".

Fig. 5. Jonction neuro-musculaire. *cm*, cellule musculaire ; *f*, fibre nerveuse ; *mvd*, microvésicule à coeur dense.

Fig. 6. Jonction neuro-glandulaire. *cg*, cellule glandulaire ; *f*, fibre nerveuse ; *mvd*, microvésicule à coeur dense.

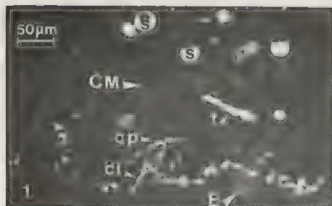
Fig. 7. Jonction entre cellule épithéliale ciliée et fibres nerveuses. *cc*, cellule ciliée ; *f*, fibres nerveuses ; *lb*, lame basale ; *mvc* et *mvd*, microvésicule respectivement claire et à coeur dense.

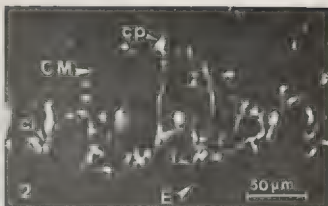
Fig. 8. Neurone infraépithélial. *cm*, cellule musculaire ; *d*, dictyosome ; *f*, fibre nerveuse ; *J*, jonction entre fibre nerveuse et péricaryon ; *mv*, microvésicules ; *mvd*, microvésicule à coeur dense ; *n*, noyau ; *p*, prolongement cellulaire.

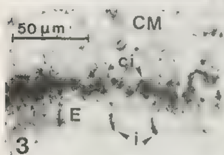
Fig. 9 et 10. Cellule de type neuro-sensoriel.

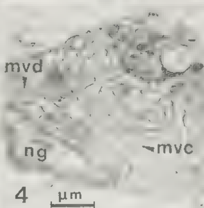
Fig. 9. Région basale du prolongement. *d*, dictyosome ; *m*, mitochondries ; *mv*, microvésicules ; *n*, noyau ; *rc*, longues "racines ciliaires" montrant leur structure périodique.

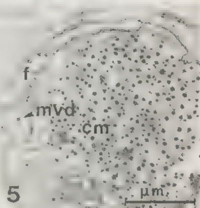
Fig. 10. Pôle apical à cytoplasme "clair". *c*, cil ; *m*, mitochondrie ; *rc*, racine ciliaire.


50µm
s
s
CM
cp
ci
1
E

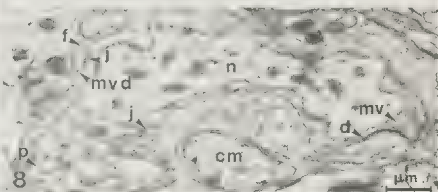

cp
CM
ci
2
E
50µm

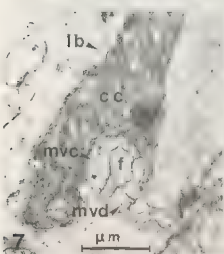

50 µm
CM
ci
E
i
3

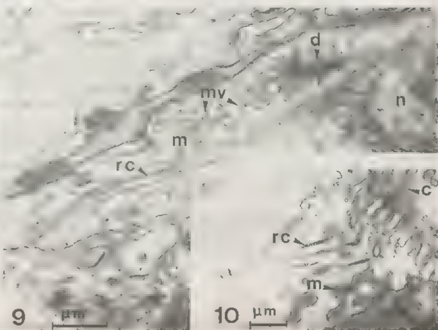

mvd
ng
mvc
4
µm

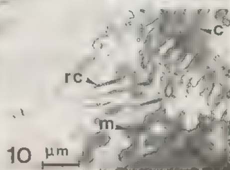

f
mvd
cm
5
µm


cg
f
mvd
6
µm


f
j
mvd
n
j
mv
d
p
cm
8
µm


lb
cc
mvc
f
mvd
7
µm


d
mv
n
m
rc
9
µm


c
rc
m
10
µm

Quant aux rapports qui peuvent exister entre les éléments du plexus et du réseau ayant en commun la propriété d'utiliser un ou deux neuromédiateurs du groupe noradrénaline-adrénaline, nous en sommes réduits à des hypothèses. Il est hautement probable que la fonction contrôlée par ces éléments soit la locomotion qui, rappelons-le appartient, chez *B. truncatus*, au type ciliaire considéré comme plus primitif que celui faisant appel aux contractions musculaires (Jones, 1975). Cette action pourrait s'exercer à différents niveaux.

Ainsi, chez de nombreux Mollusques, les battements ciliaires sont considérés par certains auteurs comme pouvant être placés sous un double contrôle nerveux, l'un au moyen de jonctions neuro-ciliaires, l'autre par l'intermédiaire de substances libérées au voisinage de l'épithélium cilié (Mackie *et al.*, 1976). La sécrétion de mucus est indispensable à l'accomplissement des déplacements, l'abondance et la variété des types cellulaires responsables de cette sécrétion en est la preuve (Zylstra, 1972a). Or l'hypothèse d'un contrôle neural ou endocrine du fonctionnement de ces cellules glandulaires a été émise par Simkiss et Wilbur (1977). De même, chez *Archachatina* Nisbet et Plummer (1976) décrivent, au niveau du bourrelet palléal, des jonctions neuro-glandulaires qui réguleraient les synthèses réalisées dans les cellules sécrétrices et, des jonctions neuro-musculaires qui contrôleraient la libération de leurs sécrétions muqueuses. Or, chez *B. truncatus*, nous avons observé de nombreuses jonctions de ces 3 types. Rappelons enfin que l'adhésion au substrat met en jeu les propriétés spécifiques du mucus mais également la surface de la sole pédieuse modelable par les contractions musculaires. En ce qui concerne les rapports entre le plexus sous-épithélial et les ganglions pédieux, par l'intermédiaire des gros nerfs visualisés dans le feutrage conjonctivo-musculaire, on peut supposer qu'il y aurait subordination du premier, fondamentalement autonome, aux seconds, ces derniers étant des centres d'intégration et des relais pour les informations sensorielles (Janse, 1974). Il est possible que d'autres ganglions centraux, tels les ganglions cérébroïdes ou pleuraux, participent à la régulation de cet ensemble comme cela a été montré chez *Aplysia* (Jahan-Parwar et Fredman, 1979).

CONCLUSION

Après avoir mis en évidence un double système aminergique localisé dans la sole pédieuse et caractérisé ses catécholamines appartenant au groupe noradrénaline-adrénaline il s'avère nécessaire de préciser les rapports existant entre les diverses composantes intervenant dans la locomotion. Des études complémentaires en radioautographie à haute résolution, d'ultracytochimie, des interventions chirurgicales associées à des observations comportementales devraient nous permettre de mieux comprendre, grâce au modèle que représente la sole pédieuse, les rapports entre des centres nerveux complexes et leurs effecteurs.

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos remerciements au Professeur J.P. COLLIN pour ses conseils et suggestions, à Madame F. CHEVALIER pour son assistance technique et à Mademoiselle D. DECOURT pour la dactylographie. Ce travail a été effectué avec le soutien de l'U.E.R. Sciences de Poitiers et du Laboratoire Associé au CNRS n° 290.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BRISSON, P. et COLLIN, J.P., 1977 - Systèmes aminergiques des Gastéropodes pulmonés. I. Etude en microscopie de fluorescence et électronique des cellules aminergiques du canal de la glande à albumine chez *Bulinus truncatus*, Audouin. *Biol. Cell.*, 29:159-166.

BRISSON, P. et COLLIN, J.P., 1980 - Systèmes aminergiques des Gastéropodes pulmonés. IV. Paraneurones et innervation catécholaminergiques de la région du carrefour des voies génitales ; étude radioautographie. *Biol. Cell.*, 38:211-220.

BRISSON, P., REGONDAUD, J. et COLLIN, J.P., 1977 - Systèmes aminergiques des Gastéropodes pulmonés. II. Mise en évidence au carrefour des voies génitales par la méthode FIF. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 17:1077-1086.

BULLOCK, T.H. and HORRIDGE, G.A., 1965 - *Structure and function in the nervous systems of Invertebrates.* Freeman, W.H. and Company, San Francisco and London, 1719p.

CARDOT, J., 1979 - Les monoamines chez les Mollusques. I. Les catécholamines : biosynthèse, mise en place et inactivation. *J. Physiol., Paris*, 75:689-713.

EMERY, D.G., 1975. Ciliated sensory neurons in the lip of the squid *Lolliguncula brevis* Blainville. *Cell Tiss. Res.*, 157:323-329.

HARTWIG, H.G., BRISSON, P., LYNCKER, I. and COLLIN, J.P., 1980 - Aminergic systems in Pulmonate Gastropod Molluscs. III. Microspectrofluorometric characterization of the monoamines in the reproductive system. *Cell Tiss. Res.*, 210:223-234.

JAHAN-PARWAR, B. and FREDMAN, S.M., 1979 - Neural control of locomotion in *Aplysia* : role of the central ganglia. *Behav. Neur. Biol.*, 27:39-58.

JANSE, C., 1974 - A neurophysiological study of the peripheral tactile system of the pond snail *Lymnaea stagnalis* (L.). *Nether. J. Zool.*, 24:93-161.

JONES, H.D., 1975. Locomotion *in* FRETTER, V. and PEAKE, J., *Pulmonates.* Academic Press, London 1-32.

MACKIE, G.O., SINGLA, C.L. and THIRIOT-QUIEVREUX, C. 1976 - Nervous control of ciliary activity in Gastropod larvae. *Biol. Bull.*, 151:182-199.

NISBET, R.H. and PLUMMER, J.M., 1976 - Neurofunctional studies on *Archachatina.* A Malacologist's view. *J. Moll. Stud.*, 42:161-180.

PHILIPPS, D.W., 1979 - Ultrastructure of sensory cells on the mantle tentacles of the gastropod *Notoacmea scutum. Tissue and Cell*, 11:623-632.

PLESCH, B., 1977-a- An ultrastructural study of the musculature of the pond snail *Lymnaea stagnalis* (L.). *Cell Tiss. Res.*, 180:317-340.

PLESCH, B., 1977-b- An ultrastructural study of the innervation of the musculature of the pond snail *Lymnaea stagnalis* (L.) with reference to peripheral neurosecretion. *Cell Tiss. Res.*, 183:353-369.

PLESCH, B., JANSE, C. and BOER, H.H., 1975 - Gross morphology and histology of the musculature of the freshwater Pulmonate *Lymnaea stagnalis* (L.). *Nether. J. Zool.*, 25:332-352.

ROGERS, D.C. and HALLER, C.J., 1980 - The ultrastructural characteristics of the apical cell in the neuroepithelial bodies of the toad lung (*Bufo marinus*). *Cell Tiss. Res.*, 209: 485-498.

SIMKISS, K. and WILBUR, K.M., 1977 - The molluscan epidermis and its secretions *in* SPEARMAN, R.I.C., *Comparative biology of skin. Symp. Zool. Soc. London.* 39. Academic Press, London, 35-76.

SMINIA, T., PIETERSHA, K. and SCHEERBOOM, J.E.M., 1973 - Histological and ultrastructural observations on wound healing in the freshwater pulmonate *Lymnaea stagnalis. Z. Zellforsch.*, 141:561-573.

SPIRA, A.W. and MILMAN, G.E., 1979 - The structure and distribution of the cross-striated fibril and associated membranes in Guinea Pig photoreceptors. *Amer. J. Anat.*, 155: 319-337.

STIGLINGH, I. and VAN EEDEN, J.A., 1976 - Functional morphology and histology of the head foot and mantle of *Bulinus tropicus (Basommatophora : Planorbidae)*. Wetens. Bydr. Van Die P.U., 84:1-32.

WELSH, J.H., 1972 - Catécholamines in the Invertebrates *in* BLASCHKO, H. and MUSCHOLL, E., *Catecholamines*. Springer-Verlag, Berlin, 79-109.

ZYLSTRA, U., 1972-a- Histochemistry and ultrastructure of the epidermis and the subepidermal gland cells of the freshwater snails *Lymnaea stagnalis* and *Biomphalaria pfeifferi*. *Z. Zellforsch.*, 130:93-134.

ZYLSTRA, U., 1972-b- Distribution and ultrastructure of epidermal sensory cells in the freshwater snails *Lymnaea stagnalis* and *Biomphalaria pfeifferi*. *Nether. J. Zool.*, 22:283-298.

HALIOTIS, 11, 1981
P. 73 à 77

UTILISATION DE *Cochlicella conoidea* COMME INDICATEUR DU PARASITISME A PROTOSTRONGYLIDES SUR LES PRAIRIES

par

Jacques CABARET

I.N.R.A. - Centre de Recherches de Tours-Nouzilly
Station de PATHOLOGIE AVIAIRE et de PARASITOLOGIE - 37380 MONNAIE

ABSTRACT

A small land-snail, *Cochlicella ventricosa*, was used for monitoring the infection by Protostrongylids on pasture. Its infection was measured on the field and in repeated controlled exposure with faeces. Similarly, land-snails of various species were collected monthly on an infected pasture, and examined. The *C. ventricosa* exposed to controlled outside infection permitted a good estimation of the level of parasitism by Protostrongylids on pasture.

INTRODUCTION

Les Nématodes protostrongylidés, pour accomplir leur cycle, nécessitent la présence d'un hôte intermédiaire (Escargot ou Limace) et d'un hôte définitif (Ovins ou Caprins). L'étude de l'infestation des Mollusques terrestres sur les pâturages est une bonne méthode pour apprécier le risque encouru par les hôtes définitifs.

L'estimation du parasitisme sur les pâturages est longue : il est nécessaire de connaître les proportions des différentes espèces de Mollusque et leurs infestations respectives. Ces dernières varient selon les saisons, et on peut distinguer, dans la région de Rabat, deux périodes d'infestations : en début d'automne et au printemps (CABARET, DAKKAK, BAHAIDA, 1980). Ces variations sont dues aux fluctuations de réceptivité (CABARET, 1980a) et à celles de la pluviométrie dans les conditions naturelles. L'utilisation d'un indicateur du parasitisme (hôte intermédiaire) serait donc utile pour préciser l'intensité du risque d'infestation des hôtes définitifs.

Le Mollusque indicateur devrait présenter les caractéristiques suivantes :

- réceptivité aux Protostrongylidés ;
- présence sur le pâturage durant une période longue (absence d'enfouissement) ;
- taille réduite pour permettre un examen facile du parasitisme et par suite l'étude d'un nombre suffisant d'individus.

C. conoidea répond à ces préoccupations (CABARET, 1980b), ce qui est la raison de son choix. Il peut être un indicateur soit dans le milieu naturel, soit dans des conditions contrôlées dans le milieu extérieur. Ces deux aspects font l'objet du présent travail.

./..

MATERIEL ET METHODES

1. Récolte des Mollusques sur le pâturage

De novembre 1979 à septembre 1980, des récoltes mensuelles ont été effectuées sur un pâturage infesté de la région de Rabat. L'estimation des proportions des différentes espèces et de leur parasitisme, est réalisée de la façon suivante :

- jets d'un cercle de 0,15 m^2 sur un transect de 200 m de long (120 à 140 jets) et examen des Mollusques présents dans chaque cercle : détermination du nombre de Mollusques et des proportions des espèces ;

- récolte sur une zone parallèle au transect (distance d'au moins 30 m) des individus des différentes espèces. Un seul Mollusque est prélevé à chaque point de prélèvement (58 à 150) : ceci permet d'établir le degré d'infestation de chaque espèce de Mollusque.

Les deux résultats permettent d'établir le degré d'infestation moyen du pâturage. Des exemplaires de *C. conoidea* sont récoltés sur une partie du pâturage où ils sont localisés (mars à décembre 1980), afin d'estimer la valeur de cette espèce pour l'indication de l'infestation du pâturage.

2. Mollusques indicateurs en conditions contrôlées

Des exemplaires de *C. conoidea* ayant subi leur évolution dans le milieu extérieur et indemnes de parasites sont utilisés. Le matériel infestant est constitut par les fèces des Ovins de l'exploitation qui utilise le pâturage étudié. Un mélange fécal obtenu à partir de 10 individus numérotés est récolté mensuellement.

Le mélange de fèces (6 à 7 g) et les Mollusques sont mis en contact et recouverts d'une bouteille en plastique transparent perforé (8 cm de diamètre au sol ; 30 cm de haut). L'ensemble est placé à l'intérieur d'une cage recouverte de voile de nylon, située sur une friche à Rabat. La durée du séjour est de 3 semaines. L'opération est renouvelée tous les mois. Cette mesure permet d'obtenir une réceptivité potentielle avec un contact fèces-Mollusques obligatoire.

3. Techniques parasitologiques

L'examen des Mollusques du pâturage a été effectué après digestion pepsique selon une technique déjà décrite (CABARET, 1979). Les Mollusques indicateurs, de par leur taille, ont pû être examinés par simple écrasement ; les différences entre les deux techniques (écrasement ou digestion pepsique) sont faibles, comme nous l'avons vérifié pour cette espèce.

RESULTATS

Le tableau 1 présente les données concernant la réceptivité potentielle de *C. conoidea* et le degré d'infestation des Mollusques du pâturage. Ceux-ci comprennent les espèces suivantes, par ordre décroissant d'importance : *Cernuella virgata, Euparypha pisana, Cochlicella acuta, Otala lactea, Limax maximus, C. conoidea*. Le degré d'infestation a été établi

./..

uniquement sur les troisièmes stades larvaires (L3) infestants pour l'hôte définitif dans la population au pâturage ; l'ensemble des larves des trois stades a été utilisé pour obtenir la réceptivité potentielle de *C. conoidea*. Les deux mesures sont liées de la façon suivante ($p = 0,02$) :

$$\text{Log } L3 = 0,318 + 0,200 \text{ Log } L \qquad (r = 0,73)$$

avec : L3 = degré d'infestation moyen des Mollusques au pâturage

L = degré d'infestation moyen de *C. conoidea* en conditions contrôlées (réceptivité potentielle)

Mois	Réceptivité potentielle de *C. conoidea* (larves/Mollusque)	Degré d'infestation des Mollusques sur le pâturage (L3/Mollusque)
Novembre	1,4 (11)*	0,40 (70)*
Décembre	2,2 (16)	0,80 (58)
Janvier	3,7 (10)	0,30 (94)
Février	2,8 (20)	0,30 (114)
Mars	1,0 (13)	0,23 (109)
Avril	0,9 (28)	0,30 (75)
Mai	0,06 (16)	0,10 (131)
Juin	0 (19)	0,10 (129)
Juillet	0,28 (36)	0,15 (143)
Septembre	0,17 (12)	0,15 (150)

* Le nombre d'individus examinés est entre parenthèses

Tableau I - RECEPTIVITE POTENTIELLE DE *C. conoidea* ET DEGRE D'INFESTATION DES MOLLUSQUES SUR LE PATURAGE ETUDIE A RABAT

L'étude de l'infestation de *C. conoidea* sur le pâturage est présentée dans le tableau 2. Elle indique que l'infestation est faible en saison sèche (mi-mai à mi-octobre) et importante en début de saison humide. Des larves L3 ont été observées de juillet à décembre.

(Tableau 2)

DISCUSSION

La réceptivité potentielle de *C. conoidea* permet d'apprécier correctement l'infestation des Mollusques sur un pâturage permanent (50 p. cent de l'infestation). Ceci tient vraisemblablement au fait que cette mesure incorpore deux facteurs de variation importants (la pluviométrie et les variations de réceptivité selon l'âge des Mollusques). Il est à remarquer que ce type de mesure est encore plus efficace pour les jachères de céréales pâturées en

./..

Mois	Degré d'infestation (L3/ Mollusque)	Degré d'infestation (larves/ Mollusque)	Nombre maximal de larves hébergées par un Mollusque	Nombre d'individus examinés
M	0	0,08 ± 0,08	1	13
A	0	0	-	17
M	0	0,12 ± 0,08	2	32
J	0	0	-	9
J+	0,17	0,24 ± 0,10	3	25
S	0,24	0,10 ± 0,07	2	31
O	0,24	0,24 ± 0,14	4	37
N	0,35	0,55 ± 0,11	13	63
D	0,57	0,57 ± 0,10	10	56

Tableau II - INFESTATION DE *C. conoidea* DANS LES CONDITIONS NATURELLES AU PATURAGE

automne, lorsque diverses espèces de *Cochlicella* (CABARET, 1980b) prédominent. On notera cependant que les conditions d'utilisation de la méthode nécessitent l'existence d'une faune Protostrongylidienne à *Neostrongylus linearis, Cystocaulus nigrescens* ou *P. rufescens*. En effet, les diverses espèces de *Cochlicella* présentent une réceptivité nette pour ces Protostrongylidés (CABARET et DAKKAK, 1979 ; ROJO-VAZQUEZ, 1973 ; KASSAI, 1957) alors que l'infestation par *Muellerius capillaris* est fluctuante selon les régions (CABARET, 1979 ; MORRONDO-PELAYO et MANGA-GONZALEZ, 1980). De même, la faune malacologique doit être constituée essentiellement d'Hélicidés et non de Limacidés ou de Milacidés dont l'infestation a lieu en début d'hiver (CABARET, DAKKAK et BAHAIDA, 1980).

La réceptivité potentielle est une mesure instantanée alors que l'infestation sur les pâturages est cumulée au cours de la vie des Mollusques ; ceci suggère qu'une mesure de l'infestation de *C. conoidea* sur le pâturage devrait permettre une bonne estimation de l'infestation de l'ensemble de la population. Cette appréciation (tableau II) semble dans la réalité être moins puissante que celle obtenue à partir de la réceptivité potentielle. Les deux mesures d'infestation (larves du stade 3 ou ensemble des larves de tous les stades par Mollusque) chez *C. conoidea* au pâturage, apportent cependant des indications intéressantes :

- une infestation, de faible rendement, existe au printemps et en début d'été ;
- une infestation importante s'établit au cours de l'automne.

Ces indications correspondent à celles obtenues par l'examen des données sur l'infestation de l'ensemble du pâturage.

CONCLUSION

C. conoidea est un bon indicateur du parasitisme à Protostrongylidés dans les pâturages permanents de la région de Rabat. Deux conditions sont nécessaires pour que son utilisation soit correcte : pâturage avec une faune dominante d'Hélicidés, présence d'autres espèces de Protostrongles que *Muellerius capillaris*.

L'étude de la réceptivité potentielle nécessite une structure d'étude plus lourde que celle de la réceptivité de *C. conoidea* sur les pâturages. Les renseignements obtenus sont plus précis. Il semble que, dans les conditions actuelles de l'élevage ovin, la méthode directe sur pâturage soit suffisante pour apprécier le risque encouru par les hôtes définitifs.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CABARET J., 1979 - Réceptivité expérimentale à l'Infestation par les Protostrongylidés de quelques Hélicidés fréquents au Maroc. Facteurs de variation. *Ann. Parasitol.*, 54, 475-482.

CABARET J., 1980a - Fluctuations saisonnières de la réceptivité du Mollusque *Cochlicella ventricosa* à l'infestation par les larves du premier stade des Protostrongylidés. *C.R. Acad. Sc.*, 290, série D, 371-373.

CABARET J., 1980b - Les Mollusques terrestres, hôtes intermédiaires de Protostrongylidés des pâturages de la région de Rabat. *Maroc Vét.*, sous presse.

CABARET J., DAKKAK A., 1979 - Infestation expérimentale de *Cochlicella ventricosa* par des larves L1 de Protostrongylidés. *Ann. Parasitol.*, 54, 57-64.

CABARET J., DAKKAK A., BAHAIDA B., 1980 - Etude de l'infestation des Mollusques terrestres de la région de Rabat (Maroc) par les larves de Protostrongylidés dans les conditions naturelles. *Rev. Elev. Med. Vet. Pays Trop.*, 33, 159-165.

KASSAI T., 1957 - Schnecken als Zwischenwirte der Protostrongyliden. *Zeits. Parasit.*, 18 5-19.

MORRONDO-PELAYO P., MANGA-GONZALEZ Y., 1980 - Experimental study on the susceptibility of five Helicidae species to larvae of Protostrongylinae. *Haliotis*, 10, 103.

ROJO-VAZQUEZ F.A., 1973 - Bronconeumonias verminosas en Leon, con especial atencion al ciclo biologico de *Neostrongylus linearis*. *Ann. Fac. Vet.* Léon, 19, 147-197.

HALIOTIS, 11, 1981
p. 79 à 85

EFFETS CHRONIQUES DES METAUX LOURDS SUR LE BIOCYCLE CHEZ *ANCYLUS FLUVIATILIS* (GASTROPODA BASOMMATOPHORA).

par

Claude CHAISEMARTIN
Laboratoire de Biologie expérimentale (Hydrobiologie)
U.E.R. des Sciences - 87060 LIMOGES
"Equipe Parasitose et milieu du LA CNRS 040138"

ABSTRACT

Effets of chronic heavy metals exposure on the biological cycle of *Ancylus fluviatilis* (Gastropoda Basommatophora).

Chronic metals exposure have a detrimental impact on *Ancylus fluviatilis* and its population through reduced growth, development and reproductive rates.

During experimental starvation, reference population loses almost all the carbohydrates, while contaminated population loses the most the lipids.

INTRODUCTION

Ancylus fluviatilis, élément important du peuplement des cours d'eau de la bordure du Massif Central, s'est révélé un bon indicateur de distribution des polluants métalliques (Lagorce et al., 1980). Même si un organisme survit au contact initial avec les métaux lourds, l'exposition chronique peut avoir un impact néfaste sur l'organisme en réduisant sa croissance, son développement, son taux de reproduction ou en altérant son comportement (Seugé, 1980).

Nous nous proposons d'identifier les effets biologiques des métaux lourds chez les organismes d'une population naturelle et de révéler comment les concentrations sublétales agissent sur l'aptitude des animaux à s'adapter aux modifications de l'environnement.

Dans le présent travail, nous étudions les relations entre les taux des sels de métaux lourds dans l'eau et ceux de deux populations, témoin et contaminée. Nous comparons les étapes de la croissance et la fécondité. Nous recherchons les différences biochimiques entre les individus et les aptitudes potentielles des deux populations à lutter contre le jeûne.

MATERIEL UTILISE ET TECHNIQUES ANALYTIQUES.

Les ancyles "sauvages" utilisés dans l'estimation de la bioaccumulation des métaux traces, sont prélevés dans deux ruisseaux granitiques, l'un témoin, l'autre contaminé par les eaux d'exhaures des mines. 500 mg de masses molles "poolées", décongelées et broyées, sont digérées dans des tubes en téflon avec 5 ml d'HNO_3 redistillé ; les dosages étant effectués par spectrophotométrie d'absorption atomique, avec ou sans flamme. La comparaison des valeurs repose sur l'analyse des profils avec les tests de significativité effectués selon les critères de Wilk's (Morrison, 1967 ; Thorp et al., 1979).

Les échantillonnages de populations sont effectués chaque mois. Les longueurs des coquilles sont réparties en classes dont l'étendue est de 5/10 de mm. La superficie des aires prospectées diffère entre le secteur témoin : 430 individus pour 0,2 m^2 et le secteur contaminé : 55 individus pour 1 m^2. L'étude statistique de la taille moyenne mensuelle répond à l'analyse de variance et au test de Ficher Snedecor (test F).

Chaque mois, les pontes sont dénombrées et les oeufs sont comptés sous stéréomicroscope. Pour 1/10e de m^2, la fécondité est évaluée par les rapports :

$$\frac{\text{nombre de pontes émises}}{\text{nombre d'ancyles}} \quad \text{et} \quad \frac{\text{nombre d'oeufs pondus}}{\text{nombre de pontes émises}}$$

Les techniques de dosages des glucides, lipides et protéines ont été préalablement décrites (Pullin, 1971). Les animaux de même origine sont "poolés" (8 à 12) ; les échantillons, l'âge des animaux, sont rendus aussi homogènes que possible.

Une stabulation de 338 ancyles témoins et de 362 ancyles contaminés est réalisée au Laboratoire à 17 $\pm$ 2°C selon une méthode décrite précédemment (Videaud, 1971). Pour nos tests de résistance au jeûne, les durées des séries d'expériences sont de 1 et 2 mois pour les deux populations. Globalement, pendant l'inanition, la teneur en eau augmente, glucides, lipides et protides diminuent dans les deux séries.

RESULTATS.

1. Bioaccumulation des métaux traces : comparaison des concentrations relatives chez les populations témoin et contaminée.

L'analyse des résultats montre deux faits :

- globalement, les individus originaires du secteur contaminé concentrent plus les métaux lourds (14,3 $\pm$ 2,9 µg/g sec de parties molles) que ceux du secteur non pollué (6,8 $\pm$ 1,7 µg/g sec).

- les profils des différences relatives entre les concentrations élémentaires montrent deux types d'éléments :

Les uns ne présentent pas de différences significatives entre les deux populations. Cu, Fe, Zn, Mn subissent une régulation biologique par le jeu des processus d'absorption et d'élimination.

Les autres, potentiellement des toxiques durs, sont nettement plus concentrés chez la population originaire du secteur pollué.

2. Comparaison des étapes de la croissance chez les ancyles normaux et contaminés.

Le tableau I indique les moyennes des tailles au cours du cycle, en tenant compte d'un intervalle de confiance, t : 0,01. Certains faits essentiels se dégagent :

- deux générations coexistent à la fin du printemps chez la population témoin. La distribution de fréquence des tailles est unimodale pendant le cycle annuel chez la population contaminée : période de ponte et plage de disparition de la génération sont pratiquement confondues. Cette sensibilité à la pollution accrue peut trouver une inter-

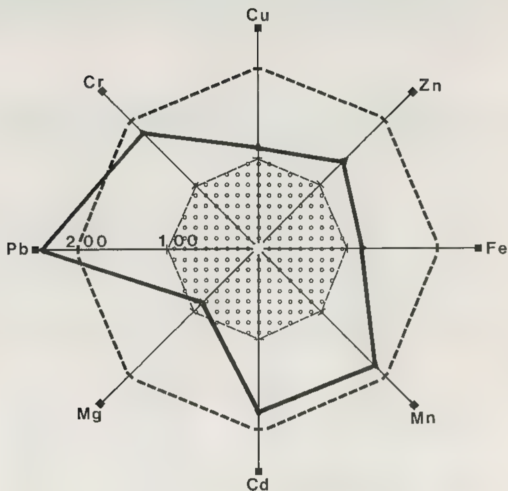


Fig. 1. Profils des différences relatives entre teneurs métalliques : tracé brisé = concentrations des témoins prises égales à 100 p. 100 ; tracé plein = concentrations métalliques des ancyles contaminés en p. 100 des teneurs enregistrées chez les témoins.

prétation dans la mobilisation des métabolites pendant la phase de maturité et l'impact des facteurs externes : élévation brusque de la température de l'eau et capacité nutritionnelle réduite par colmatage du substrat. Dans leurs travaux, Hunter, 1961, puis Légier, 1977, observent la disparition des individus des classes de tailles supérieures entre les mois d'août et de septembre. Chez la population saine, la mortalité de la génération précédente est complète dès la mi-juillet.

Tableau I

Valeurs du plus grand diamètre de la coquille de A. *fluviatilis* dans la population saine (de mai à juillet, il y a superposition de 2 générations $\bar{x}_1$ et $\bar{x}_2$) et dans la popülation contaminée.

Mois	Populations	Longueurs : $\bar{x}$ en mm	Intervalles de confiance (t : 0,01)
février	normale	6,08	1,16
	contaminée	5,16	0,68
avril	normale	6,92	1,02
	contaminée	5,74	0,59
mai	normale	$\bar{x}_1$ 7,28 x_2 0,79	0,78 0,11
	contaminée	5,82	0,38
juin	normale	$\bar{x}_1$ 7,46 x_2 1,28	1,22 0,46
	contaminée	0,69	0,09
juillet	normale	$\bar{x}_1$ 7,64 x_2 1,87	0,32 0,32 0,17
	contaminée	1,18	0,23
août	normale	2,44	0,39
	contaminée	1,78	0,21
septembre	normale	3,68	0,62
	contaminée	2,44	0,36
octobre	normale	4,92	0,58
	contaminée	3,26	0,42
novembre	normale	6,10	0,84
	contaminée	4,33	0,53

Tableau II

Evolution des concentrations de l'eau, des sucres, des lipides et des protéines chez les individus des deux populations, pendant une inanition expérimentale de 2 mois ($\bar{x} \pm$ écart-type) ; en eau, en % de la masse fraîche ; lipides, en % du poids sec ; sucres, en mg/g sec.

	Population témoin			Population contaminée		
	Début	1 mois	2 mois	Début	1 mois	2 mois
Eau	76,92 ±1,12	78,20 ±1,16	78,90 ±1,34	78,36 ±1,44	80,60 ±1,90	81,20 ±2,06
Glucides	5,58 ±1,16	1,18 ±0,46	0,56 ±0,12	6,36 ±1,28	4,88 ±0,92	4,72 ±1,06
Lipides	17,32 ±3,16	15,60 ±1,10	14,38 ±0,92	24,20 ±4,16	17,60 ±4,92	13,06 ±3,30
Protéines	106,40 +4,60	88,60 +3,90	81,30 +2,10	120,80 +6,80	98,40 +5,68	91,40 +6,60

DISCUSSION ET CONCLUSION.

L'ensemble de notre étude, en dépit des lacunes qu'elle présente, nous permet d'estimer l'importance des dégâts biologiques causés par la contamination chronique des eaux douces peu minéralisées par les métaux.

A. *fluviatilis* est un Invertébré particulièrement résistant aux sels des métaux lourds (Lagorce et al., 1980), des concentrations relativement faibles, 5 à 10 µg/l, en apparence inoffensives, atteignent le rendement biologique de l'espèce.

Bien que les prélèvements aient eu lieu le même jour dans les deux secteurs, les ancyles les plus grands n'ont pas la même longueur dans les deux populations. Nous trouvons les plus grandes tailles dans la station non contaminée. Le pourcentage de jeunes est plus élevé dans le secteur contaminé. Les adultes, au contraire, sont peu nombreux, tandis qu'ils sont encore bien représentés dans le secteur normal. La croissance de cette population est plus rapide ; la ponte a lieu plus tôt (Geldiay, 1956 ; Hunter, 1953). Il en résulte que face à la croissance, les stations contaminées ou non, ne sont pas d'égale valeur.

Il existe des différences biochimiques, et donc métaboliques, non négligeables entre les deux populations d'ancyles étudiées. N'ayant pas le même stock de réserves, les deux populations, témoin et contaminée, réagissent différemment aux effets de la privation de nourriture.

- Chez la population témoin, le taux de croissance est le plus élevé pendant la phase infantile (Légier, 1979). Les différences dans les moyennes des longueurs sont hautement significatives. La croissance est ralentie pendant la phase juvénile et nous assistons à une reprise nette de la croissance pendant la phase de maturité, alors que la température des eaux s'élève.

- Chez la population contaminée, la croissance est systématiquement ralentie. Le taux de croissance augmente lentement en automne : la différence entre les moyennes des tailles les mois de septembre et octobre est significative à la limite pour t : 0,05.

3. Effets des métaux lourds sur la période de reproduction et ses capacités.

- Les premiers individus accouplés sont observés à la mi-avril chez la population normale et 6 semaines plus tard dans le secteur pollué. Dans les deux cas, la coquille des copulants dépasse 5 mm. Une population de jeunes apparaît après un mois et nous enregistrons un décalage de 5 à 7 semaines dans les périodes d'activité reproductrice maxima des deux populations.

- Pendant cette période, la fécondité cumulée est nettement plus importante chez la population témoin ; ceci étant dû aussi bien à un nombre de pontes qu'à un nombre d'oeufs par ponte supérieur. Au cours de sa vie, l'ancyle pond, en moyenne, une centaine d'oeufs répartis en 11 pontes chez les témoins et une quarantaine d'oeufs répartis en 7 pontes chez les individus dont la bioaccumulation métallique est anormalement élevée.

4. Evolution des paramètres biochimiques au cours des deux mois de jeûne expérimental.

Les résultats, mentionnés dans le tableau II, montrent qu'au cours du jeûne de 2 mois, les individus témoins perdent presque totalement leurs glucides (79 à 91%). Cette population utilise ses sucres comme source de métabolites primordiale pendant l'inanition.

Chez la population contaminée, le stock important de lipides est sollicité en premier : les individus perdent sensiblement 60% de leurs lipides, 50% de leurs glucides et seulement 30% de ses protéines.

La contamination métallique entraîne une réaction différente face au jeûne : les deux populations développent des différences métaboliques importantes. L'accumulation de lipides, source énergétique de réserves, a permis aux individus contaminés de traverser une importante période de jeûne (un mois) sans que leur métabolisme général ne soit trop perturbé.

La population contaminée présente une adaptation notoire quant à la résistance au jeûne. Les individus de la population contaminée ont à leur disposition des ressources alimentaires comparativement beaucoup plus rares (vieillissement de la "couverture biologique algale). Le jeûne naturel représente une aptitude à supporter les périodes de pénurie alimentaire.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

GELDIAY, R., 1956 - Studies on local populations of the fresh-water limpet A. *fluviatilis* Müller. J. anim. Ecol., 25, 389-402.

HUNTER, W.R., 1961 - Annual variation in growth and density in patural populations of freshwater snails in the west of Scotland. Proc. Zool. Soc. Lond., 136, 219-253.

HUNTER, W.R., 1953 - On the growth of the freshwater limpet *Ancylus fluviatilis* Müller. Proc. Zool. Soc. Lond., 123, 623-636.

LAGORCE D. et CHAISEMARTIN C., 1980 - Etude comparée des niveaux du plomb chez *Ancylus fluviatilis* budget trophique chez les populátions oligo et eucalciques. C.R. Soc. Biol., 1980 (sous presse).

LEGIER, P., 1977 - Analyse du cycle biologique d'*Ancylus fluviatilis* (*Gastropoda Basommatophora*) dans un ruisseau temporaire de la Provence calcaire. Ecologia Mediterranea, 3, 67-83.

LEGIER, P., 1979 - Recherches sur l'Ecologie des ruisseaux temporaires. Thèse Etat, Univ. Aix-Marseille, 320 p.

MORRISSON, D.F., 1967 - Multivariable Statistics Methods. New-York : Mc Graw-Book CO., 141-168.

PULLIN, R.S.V., 1971 - Composition of the haemolymph of *Lymnea truncatula*, the snail host of *Fasciola hepatica*. Comp. Biochem. Physiol., 40A, 617-626.

SEUGE, J., 1980 - Ecophysiologie de *Lymnea stagnalis* étude des effets des insecticides de synthèse. Univ. Paris-Sud, Centre d'Orsay, 227 p.

THORP, J.H., GIESY, J.P., WINERITER, S.A., 1979 - Effects of chronic cadmium exposure on crayfish survival, growth and tolerance to elevated temperatures. Arch. Environ. Contam. Toxicol., 8, 449-456.

VIDEAUD, A., 1971 - Seuils calciques et économie du calcium chez *Ancylastrum fluviatilis* (Gastéropodes Pulmonés). C.R. Soc. Biol., 165, 2401-2404.

HALIOTIS, 11, 1981
p. 87 à 99

TAXONOMIE DES "LIMACES ROUGES"
(GENRE ARION, SOUS-GENRE ARION S.S., MOLLUSCA, PULMONATA)

par

Henry CHEVALLIER

"La Bertrande", Fustérouau - 32400 Riscle

ABSTRACT : TAXONOMY OF THE "RED SLUGS" (GENUS ARION, SUB-GENUS ARION S.S., MOLLUSCA, PULMONATA)

The sub-genus Arion s.s., or "Arion empiricorum", complex includes three species : Arion rufus (Linné) Pollonera, Arion ater Linné and Arion lusitanicus Mabille. Into the species Arion rufus the autor distinguishs four subspecies. The geographical distribution in Europe of the species is given. Their varieties of coloration are listed.

RESUME : Le sous-genre Arion s.s., ou complexe "Arion empiricorum", comprend trois espèces : Arion rufus (Linné) Pollonera, Arion ater Linné et Arion lusitanicus Mabille. A l'intérieur de l'espèce Arion rufus l'auteur distingue quatre sous-espèces. La répartition géographique en Europe des espèces est donnée. Leurs variétés de coloration sont énumérées.

I.- CARACTERES DU SOUS-GENRE ARION S.S.

Les grands Arions, appelés communément en France "Limaces Rouges", mais en Angleterre "Black Slugs", du fait de la fréquence de la variété noire dans les Iles Britanniques, dénommés, par ailleurs, en Allemagne "Wegschnecken", sont des Mollusques dont la détermination spécifique ne peut se faire que par l'examen anatomique, essentiellement par l'étude de la partie supérieure de l'appareil génital.

Je renverrai le lecteur à l'article de Van Altena (1963) et à mon travail antérieur (Chevallier, 1972) pour l'historique de la taxonomie de ce groupe d'espèces. Pour certaines précisions qui ne peuvent figurer, faute de place, dans le présent article, on se reportera à mon mémoire ronéotypé (Chevallier, 1974).

Les "Limaces Rouges" correspondent à un des sous-genres du genre Arion : le sous-genre Arion sensu stricto Germain,1930 = Lochea (Moquin-Tandon,1855) Hesse, 1926. Je préfère utiliser le terme Arion s.s. à celui de Lochea, car Moquin-Tandon englobait dans sa "section" Lochea les "Limaces Rouges" mais aussi l'espèce Arion subfuscus qui appartient au sous-genre Mesarion.

Le sous-genre Arion s.s.se définit ainsi : Animal de grande taille (10 à 16 cm de longueur, en marche), en général unicolore; tubercules forts, allongés, parfois vermiculés; ligula triangulaire ou linguiforme; épiphallus renfermant un spermatophore à arête denticulée; radula comprenant 53 à 83 dents latérales et marginales par demi-rangée, les 15 premières toujours avec une cuspide externe, les suivantes cuspidées ou non cuspidées de façon variable.

Ce sous-genre comprend trois espèces, morphologiquement trés proches, Arion rufus, Arion ater et Arion lusitanicus, qui constituent ce que j'ai appelé le complexe "Arion empiricorum" (Chevallier, 1972).

II.- ARION RUFUS (LINNÉ, 1758) POLLONERA, 1889

- Synonymie

Limax rufus Linné, 1758 = Limax rufus + Limax ater Draparnaud, 1805 = Arion empiricorum + Arion albus Férussac, 1819 = Arion(Lochea)rufus + Arion albus Moquin-Tandon, 1855 = Arion empiricorum Simroth, 1885 = Arion(Arion)rufus + Arion ater Germain, 1930 = Arion ater rufus Quick, 1960. Formes jeunes = Arion hibernus Mabille, 1869 = Arion virescens Millet, 1854 = Arion tenellus Baudon, 1862 = Arion glaucus Colbeau, 1867.

- Diagnose de l'espèce

Atrium supérieur gros, plus ou moins boursouflé, renfermant une forte ligula; atrium inférieur en général plus large que haut; longueur du spermiducte supérieure à une fois et demi la longueur de l'épiphallus; large dévagination des organes génitaux avec ligula triangulaire ou ovalaire.

1.- TAXONOMIE DES SOUS-ESPECES DE ARION RUFUS (L.) POLL.

1a - ARION RUFUS RUFUS POLLONERA, 1889, FORME A CHEVALLIER, 1972 : FIG. 1-4

Iconographie de l'appareil génital : Pollonera, 1889, fig.27 (Brême, Allemagne) : figure reproduite par Germain, 1930 (fig.18) - Ellis, 1965 a, fig.5 (Wallington,Surrey, G.B.) et 1965 b, fig.9 (Cheriton Bischop,Devon, G.B.) - Chevallier, 1969, fig.1 A (Seine-Maritime) et 1972, fig.3 (Albertville, Savoie).

Diagnose : Atrium supérieur gros, plus ou moins sphérique; ligula triangulaire; oviducte , canal du réceptacle séminal et spermiducte débouchant dans l'atrium à peu prés dans un même plan; présence d'une protubérance latérale à l'atrium supérieur.

Répartition géographique : La forme A de Arion rufus rufus, bien caractérisée par la présence à l'atrium supérieur d'une protubérance latérale, se trouve répartie en France dans le Bassin Parisien, la Normandie, la Bretagne, la Bourgogne et le Jura. Dans les Alpes je ne l'ai récoltée qu'à Albertville. Souvent les populations ne sont pas entièrement composées d'individus de forme A, mais comprennent aussi des individus de forme B (sans protubérance latérale). On peut parfois constater des individus ou des populations présentant un appareil génital dont la morphologie est intermédiaire entre la forme A et la forme B, ceci résultant trés probablement de l'hybridation des deux formes (Chevallier, 1972, fig.13).

Arion rufus rufus A est connu par la littérature de Brème (Pollonera, 1889), d'Angleterre (Ellis, 1965) et de Belgique (W.Adam, 1960, p.266). La protubérance latérale est trés développée chez certains individus de ce dernier pays que j'ai examinés. J'ai constaté aussi cette forme chez des spécimens hollandais (Utrech et Woord, Holland).

1b - ARION RUFUS RUFUS POLLONERA, 1889, FORME B CHEVALLIER, 1972 : FIG. 5

Iconographie : Boettger, 1949, fig.1 (Celle, prés de Hanovre) - Chevallier, 1972,

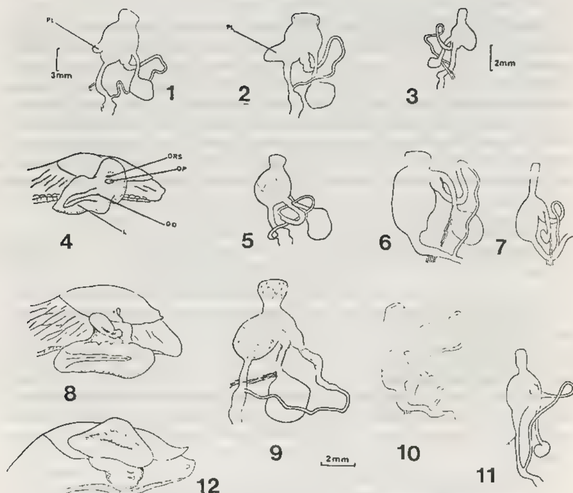


Fig.1 - 4 - Arion rufus rufus, forme A : 1, individu adulte, Le Pin, Seine-et-M. (PL : protubérance latérale); 2, indiv.des Ardennes à protubérance trés développée; 3, juvénile de Saussey, Côte d'Or; 4, organes génitaux dévaginés d'un adulte de Saussey (L: ligula, OO: orifice de l'oviducte, OP: orifice pénien, ORS: orifice du réceptacle séminal).

Fig.5 - Arion rufus rufus, forme B : forêt de Loches, Indre-et-Loire.

Fig.6 - 8 - Arion rufus collingei : 6, adulte, Plonnex, Hte-Savoie; 7, juv., même localité; 8, dévagination d'un adulte, même loc.

Fig. 9 - 12 - Arion rufus gallicus : 9, adulte de l'Aubisque, corniche du Soulor; 10, adulte de Gavarnie (coll.Mus.Leiden, nº8434); 11, juv.de la corniche du Soulor; 12, dévagination des organes génitaux.

fig.4 et 5 (prés d'Ugine, Savoie) - Wiktor, 1973, fig.59-60 (Pologne).

Diagnose : Mêmes caractères que Arion rufus rufus, forme A, mais absence d'une protubérance latérale à l'atrium supérieur.

Répartition géographique : La forme B, sans protubérance latérale, de Arion rufus rufus se trouve, soit mélée à des individus de forme A, soit en population homogène, dans le Jura, la Haute-Savoie (bords du Léman), la Savoie, la Bourgogne, la vallée de la Loire et en quelques points du Sud-Ouest (Dordogne; Corrèze; forêt de Belesta en Ariège). Cette forme est connue par l'iconographie d'Allemagne (Boettger, 1949) et des Pays-Bas (Gittenberger et al., 1970, fig.65). La plupart des spécimens hollandais que j'ai examinés appartenaient bien à cette forme. Je l'ai déterminée aussi d'Allemagne (Siebengebirge, prés de Bonn et Forêt Noire), de Suisse (Gunten), de Tchécoslovaquie (Babylon, prés de Plzen), d'Autriche (Ybbs), de Belgique (Dinant et Boitsfort, prés de Bruxelles) et de Pologne (Wroclaw et Gryfice).

1c - ARION RUFUS COLLINGEI (COLLINGE, 1897) CHEVALLIER, 1972 : FIG. 6-8

Iconographie : Collinge, 1897, fig.3 (Iles Brit.) - Chevallier, 1972, fig.1 et 2 (Samoëns, Hte-Savoie) - ? Wiktor, 1973, fig.62 et 63 (Pologne).

Diagnose : Atrium supérieur ovoïde, musculeux; ligula ovalaire; spermiducte et canal du réceptacle séminal débouchant nettement dans un plan supérieur au débouché de l'oviducte.

Répartition géographique : J'ai décrit cette sous-espèce de la région de Samoëns, en Haute-Savoie. Je l'ai reconnue aussi dans la Haute-Vienne et, avec moins de certitude, dans l'Allier et le Puy-de-Dôme. Elle existe peut-être en Suisse (Chevallier, 1972). Des spécimens de Pologne (collection Wiktor) me paraissent également se raporter à cette sous-espèce : Monts Sowie, partie centrale des Sudètes, prés de Sokolec.

1d - ARION RUFUS GALLICUS MAGNE, 1947 : FIG. 9 - 12

Iconographie : Magne, 1947, fig.3 (Htes-Pyrénées) - Chevallier, 1969, fig.1 F (Col d'Aubisque).

Diagnose : Atrium supérieur ovoïde séparé par un étranglement de l'atrium inférieur; spermiducte et canal du réceptacle séminal présentant un débouché commun nettement situé dans un plan supérieur au débouché de l'oviducte.

Répartition géographique : Magne (in litt.) m'a indiqué la localité-type de son Arion gallicus : Bagnères-de-Bigorre (Htes-Pyr.). J'ai reconnue cette sous-espèce dans les régions montagneuses des Pyrénées occidentales françaises depuis Laruns jusqu'à la vallée de Campan. L'altitude maximale à laquelle je l'ai récoltée est 1964 m au Lac d'Artouste, ce qui correspond à la constatation de Magne (max. 2000 m). J'ai retrouvé A. rufus gallicus en Gironde : Le Teich, Bassin d'Arcachon.

J'ai déterminé cette sous-espèce dans les Pyrénées occidentales espagnoles, dans les provinces de Huesca (Jaca; Canfranc) et de Navarra (Burguete). Des individus noirs récoltés par Ph. Bouchet prés de la Coroña en Galice et des individus oranges provenant de Miengo, prés de Santander (Alvarez, réc.) s'y rapportent aussi.

1c - ARION RUFUS ATLANTICUS, NOUVELLE SOUS-ESPECE : FIG. 13 - 15

Iconographie : Chevallier, 1969, fig.1 D (Bidarray, Pyr.-Atl.)

Diagnose : Atrium supérieur trés gros, boursouflé; grande ligula triangulaire; canal du réceptacle séminal court; atrium inférieur court; spermiducte et canal du réceptacle séminal débouchant dans un plan supérieur au débouché de l'oviducte.

Répartition géographique : J'ai récolté en France A.rufus atlanticus dans les Pyrénées-Atlantiques depuis le littoral maritime jusqu'aux contreforts de l'Aubisque (altitude maximale : 1095 m prés de Gourette). Je l'ai identifié également, mais avec moins de sûreté, en Gironde, en Dordogne et dans les Pyrénées-Orientales (région de Quillan-Couiza). Cette sous-espèce se retrouve en Espagne : à Santoña, prés de Santander (peut-être hybridée avec A. rufus gallicus) et dans le Léon (Felechas, prés de Bonar; Coladilla).
Certains grands Arions du Portugal, pays où Morelet (1845) a décrit un Arion sulcatus sans figurer son anatomie, se rapportent sans-doute à A. rufus atlanticus ou à A. rufus gallicus. Je n'ai pas pu obtenir de spécimens portugais pour résoudre la question.

2.- VARIETES DE COLORATION CHEZ ARION RUFUS (L.) POLL.

Je me bornerai ici à énumérer les variétés de coloration, décrites par la littérature, en suivant la terminologie latine. On se reportera à mes travaux antérieurs (Chevallier, 1969, 1972, 1974, 1977) pour l'interprétation du polychromatisme des "Limaces Rouges".

2a - Variétés définissant la coloration uniforme du corps

- var. alba Müller, 1763 : variété albinos (couleur blanc crème)
- var. pallescens Moquin-Tandon, 1855 : jaune trés pâle
- var. succinea Müller, 1774 : ocre, jaunâtre
- var. virescens Moquin-Tandon, 1855 : verdâtre, jaune-verdâtre
- var. rufa Linné, 1758 : couleur carotte ou minium
- var. vulgaris Moquin-Tandon, 1855 : orangé sale, rouille, ocracé, café au lait
- var. rubra (Daleus, 1751)auct. : rouge vif, rouge capucine, vermillon
- var. castanea (Dumont et Mortillet, 1852)auct. : acajou, brun-rouge
- var. brunnea Roebuck, 1886 : brun foncé, brun Van Dyck, terre d'ombre
- var. plumbea Roebuck, 1884 : gris plombé, gris-bronze
- var. nigra Draparnaud, 1805 (= var. atra = var. aterrima = var. marginella auct.); coloration noire

2b - Variétés définissant une coloration particulière

- var. bicolor Moquin-Tandon, 1855 : animal à dos brun ou acajou et à flancs rouges, rouille ou ocre
- var. maculata (Draparnaud, 1805) Dumont et Mortillet, 1852 : animal présentant des ponctuations brunes ou noires sur le bouclier, parfois sur le dos
- var. reticulata Roebuck, 1885 : réticulation intertuberculaire noire
- var. marginata (nomen novum) : je donne le nom de marginata au caractère "marge du pied orange ou rouge". On aura ainsi les variétés alba marginata, nigra

marginata, etc. Si l'on veut indiquer que la marge est de la couleur du corps il suffira de répéter le nom de la variété : var. alba alba, var. nigra nigra, etc.

III.- ARION ATER LINNÉ, 1758 : FIG. 16 - 18

Iconographie : Pollonera, 1889, fig.28 - Collinge, 1897, fig.1 - Økland, 1922, fig.10 - Boettger, 1949, fig.2 - Quick, 1960, fig.6 L - Ellis, 1965 a, fig.6 et 1965 b, fig.5-6.

1 - Diagnose et répartition géographique

Atrium supérieur petit, lisse, sphérique ou ovoïde, renfermant une ligula petite; atrium inférieur en général plus haut que large, séparé de l'atrium supérieur par un étranglement; longueur du spermiducte inférieure ou égale à une fois et demi la longueur de l'épiphallus; dévagination des organes génitaux peu prononcée.

Arion ater est une espèce holarctique occupant toutes les Iles Britanniques y compris les Shetlands et les Faroë. Elle est répandue au Danemark et dans la Suède méridionale jusqu'au 60º de latitude. En Norvège l'espèce remonte jusqu'au 70º (Økland, 1922). Elle vit aussi en Islande. Boettger (1949) l'a déterminée dans le Holstein sur le Dieke-Sees. J'ai déterminé A. ater de Pologne d'aprés des spécimens de la collection Wiktor : Kolobrzeg; prés de Koszalin; prés de la forêt de Koscian; Mts Kamiene (Sudètes occid.) et Nowa Ruda (Sudètes centrales). Je pense qu'un spécimen du Musée de Leyde provenant de Sovet (Namur, Belgique) se rapporte aussi à cette espèce.

2 - Variétés de coloration

D'aprés les travaux de Økland (1922), de Cain et Williamson (1958) et de Williamson (1959) et les spécimens du British Museum que j'ai eu entre les mains, je peux assigner à Arion ater les variétés suivantes que l'on retrouve chez Arion rufus : var. alba, pallescens, succinea, rufa (ou bien vulgaris ?), castanea, brunnea, plumbea, nigra et bicolor (ou cf. bicolor).

Deux variétés particulières ont été décrites chez A. ater :

- var. media Jensen, 1872 (= var. albolateralis Roebuck, 1863): animal pie (dos noir, flancs blancs)
- var scharffi Cockerell, 1893 : animal présentant une bande brune ou noire sur le dos et le bouclier

IV.- ARION LUSITANICUS MABILLE, 1868 : FIG. 19 - 22

Iconographie : Pollonera, 1889, fig.6 (Portugal) - Simroth, 1891, fig.1 (id.) - Quick, 1960, fig.5 A (Grande-Bretagne) - Chevallier, 1969, fig.1 B (Livry-Gargan, prés de Paris).

1 - Diagnose et répartition géographique

Atrium supérieur trés réduit sans ligula; atrium inférieur plus large que haut; oviducte élargi renfermant une ligula à bourrelets longitudinaux; large dévagination des organes génitaux avec ligula linguiforme.

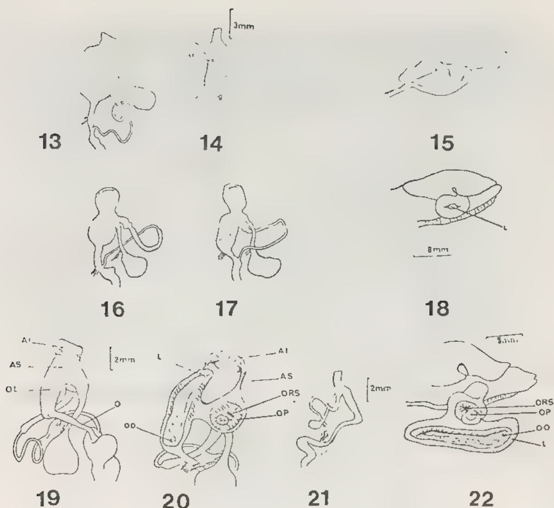


Fig.13 - 15 - Arion rufus atlanticus : 13, adulte de Aste, Pyrénées-Atl.; 14, juv. de St Jean-de-Luz; 15, dévagination d'un adulte, Hendaye.

Fig. 16 - 18 - Arion ater : 16, South Wales, G.B.; 17, Trondheims Fjord, Norvège; 18, organes génitaux dévaginés d'un adulte de St Albans, Hertfort, G.B. (L : ligula).

Fig.19 - 22 - Arion lusitanicus : 19, adulte de St Félix-de-Foncaude, Gironde (AI: atrium inférieur, AS: atrium supérieur, O: oviducte inférieur, OL: portion de l'oviducte renfermant la ligula); 20, partie sup. ouverte de l'appareil génital (mêmes abréviations que pour les fig. 4 et 19); 21, juvénile de 3 à 5 g; 22, dévagination d'un adulte de Livry-Gargan, Seine-St-Denis.

Le terme de lusitanicus choisi par Mabille pour désigner l'espèce parait, apparemment assez bien choisi. Celle-ci a été décrite du Portugal puis de Bantry Bay au S.O. de l'Irlande. Cette distribution fait songer à celle d'autres Mollusques terrestres "lusitaniens" comme Geomalacus maculosus (S.O. de l'Irlande, Vannes en Bretagne, Asturies, Galice, Nord du Portugal) et Elona quimperiana (Bretagne, Pays Basque, N.O. de l'Espagne). Cependant on ne retrouve pas A. lusitanicus, comme on aurait pu s'y attendre, au Pays Basque : A. rufus atlanticus s'y trouve à sa place. Dans le N.O. de l'Espagne A. lusitanicus est seulement connu de la région de Santander et de deux autres localités inédites : Santiago de Compostela en Galice (Gasull réc., 1971) et Covadonga en Asturies (Bouchet réc., 1970).

Schmid (1970) et Van Altena (1971) fournissent la liste des localités d'Europe où a été trouvée l'espèce. En Espagne elle se retrouve dans le N.E., dans les provinces de Barcelona, Tarragona, Gerona et Lerida. Van Altena cite aussi une station isolée dans le Sud de l'Espagne, dans la Sierra Nevada, vers 2400 m d'altitude. Simroth (1891) a déterminé l'espèce dans les Iles de l'Atlantique : à Sao Miguel et à Fayal (Açores) ainsi qu'à Madère. Il doit s'agir d'introductions à partir du Portugal. A. lusitanicus existe-t-il aussi en Afrique du Nord ? D'aprés Taylor (1905, p.192) l'A. rufus signalé par Aucapitaine en Algérie doit être rapporté à A. lusitanicus "et aux espèces alliées".

Pour la France, j'ai publié en 1969 une carte de répartition que je complète ici (fig.23).

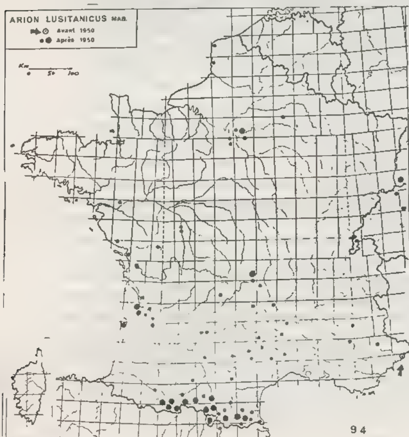


Fig.23 - Répartition en France de Arion lusitanicus. Les gros points indiquent deux ou plusieurs stations rapprochées de moins de 5 km.

Les Pyrénées Centrales et Orientales, ainsi que le Massif Central et sa bordure languedocienne, correspondent à l'aire naturelle de A. lusitanicus. Nous n'avons pas suffisamment de données pour tirer de conclusions sur sa présence dans la Vallée de la Garonne, les Charentes et le Poitou. L'espèce est toutefois fréquente dans la région bordelaise. Les stations situées au Nord de la Loire sont dues à des introductions. L'aire naturelle de l'espèce correspond ainsi à des régions de plaine ou de montagne à climat atlantique ou pré-méditerranéen.

Ce Limacien apparait être assez ubiquiste et tolérant, donc facilement accimatable, surtout dans les zones suburbaines comprenant des jardins d'agrément, des potagers et des espaces rudéraux. C'est aussi l'avis de Schmid (1970) qui signale une acclimatation de l'espèce dans le S.O. de l'Allemagne (région de Lovrach, prés de la Suisse). L'espèce a été aussi introduite à Bâle et elle a été signalée dans d'autres secteurs de la Suisse : canton de Zurich, de Berne, du Tessin, de Vaud. En Italie, A. lusitanicus, déjà récolté prés de Varese en 1965, se met à proliférer en Vénétie, au Nord de Vicenza (Cesari, 1978). Il a été identifié aussi à Munich et au Liechtenstein. En Grande-Bretagne il a été trouvé à Durham, à Nuneaton (Warwichshire), dans le Devon et en Cornouailles.

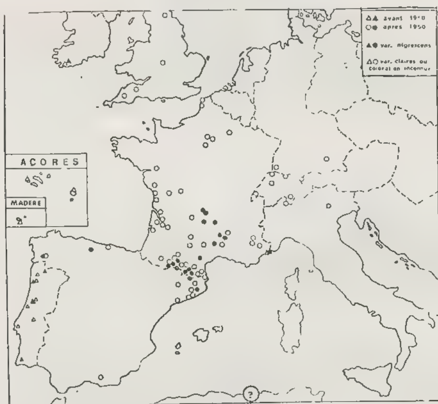


Fig.24 - Distribution géographique de Arion lusitanicus en Europe Occidentale et dans les Iles de l'Atlantique.

2 - Variétés de coloration

Les variétés de coloration che A. lusitanicus que j'ai rencontrées en France sont les suivantes.

- var. succinea (= var. flavo-griseus Collinge, 1893 ?): coloration jaunâtre
- var. olivacea Collinge, 1893 : var. correspondant à la var. virescens chez A. rufus
- var. rufa : même variété que chez A. rufus
- var. vulgaris : id.- (var. la plus fréquente en France)
- var. castanea : id.-
- var. brunnea : id.-
- var. plumbea : id.-
- var. nigrescens Collinge, 1893 (= Arion nobrei Pollonera, 1889) : variété correspondant à la var. nigra chez A. rufus

Collinge (1893) a décrit (en Irlande ?) une var. rufescens, définie ainsi : "Whole of body a dark red, sides of body bandless". Pollonera (1889) et Simroth (1891) ont signalé, au Portugal, des individus à bandes latérales.

V.- CONCLUSIONS SUR LE COMPLEXE "ARION EMPIRICORUM"

Le sous-genre Arion s.s. comprend ainsi trois espèces morphologiquement trés voisines mais à aires géographiques distinctes. Arion ater, espèce holarctique, couvre les Iles Britanniques, la Scandinavie et l'Islande, A. rufus occupe l'Europe moyenne et occidentale, jusque dans le Nord de la Péninsule Ibérique, enfin A. lusitanicus est localisé au Portugal, dans le Nord de l'Espagne et en France dans le Sud-Ouest, le Languedoc-Roussillon, le Massif Central et peut-être en Provence (fig.25).

Ces trois espèces affines, allopatriques, et les sous-espèces constatées chez l'une d'entre elles, constituent ce que j'ai appelé le Complexe "Arion empiricorum". A. rufus et A. ater peuvent être considérées comme des espèces jumelles bien que vicariantes. En définition des espèces jumelles sont sympatriques, mais Mayr (1948, p.226) conçoit des "sibling species" (espèces jumelles) allopatriques. A. lusitanicus, dont l'appareil génital présente une morphologie nettement différentes de celle de A. rufus et A. ater, est une espèce trés voisine mais toutefois non jumelle. Le Complexe "Arion empiricorum"peut, en fin de compte, être considéré comme une superespèce comprenant trois espèces vicariantes ("semispecies" de Mayr ou "prospecies" de Birula), deux d'entre elles étant jumelles.

L'espèce A. rufus a été reconnue polytypique avec quatre sous-espèces identifiées : A. rufus rufus, A. rufus collingei, A. rufus gallicus et A. rufus atlanticus..Bien que les aires géographiques de ces sous-espèces restent à préciser, A. r.collingei et A. r.gallicus sont, semble-t-il, des races montagnardes, la première alpine, la seconde pyrénéenne. Dans la nature l'hybridation peut, apparemment, se constater entre A. r.gallicus et A. r.atlanticus dans leurs zones de contact.

A l'intérieur de la sous-espèce A. rufus rufus, deux morphes peuvent être distinguées : la forme A et la forme B. La forme B parait propre à l'Europe moyen-

ne, la forme A se rencontre, avec la forme B, surtout dans la moitié Nord de la France et en Belgique. Ces deux morphes ont donc une certaine aire géographique commune dans laquelle elles constituent des populations souvent hétérogènes et hybridées. La forme A. r.rufus A peut correspondre, soit à une mutation apparue au sein de A. r.rufus B, soit à une ancienne sous-espèce dont l'aire géographique a été envahie par une sous-espèce trés affine, A. r.rufus B.



Fig.25 - Distribution des Arion s.s. en Europe : 1, Arion rufus rufus,forme A; 2, A. rufus rufus, forme B; 3, A. rufus collingei; 4, A. rufus gallicus; 5, A. rufus atlanticus; 6, A. rufus subsp.; 7, limite approximative de l'aire de distribution de A. rufus; 8, de A. lusitanicus (en Péninsule Ibérique).

Dans mon travail paru en 1972, j'ai exposé les résultats de l'examen de plusieurs radulas de grands Arions. L'étude d'un plus grand nombre de radulas d'Arion s.s., m'a permis de tirer les conclusions suivantes qui font apparaître entre les catégories taxonomiques des relations apparemment d'ordre phylogénique. En effet, la moyenne du nombre des dents latérales et marginales donne les valeurs suivantes (nombre moyen par demi-rangée) pour chaque taxon. A. rufus rufus A : 66 dents, A. r.rufus B : 66, A. r.atlanticus : 62, A. r.collingei : 61, A. r.gallicus : 57, A. ater : 57 et A. lusitanicus : 57. A titre de comparaison le nombre de dents pour Arion subfuscus est de 43.

On constate alors que ces nombres de dents coïncident avec les affinités morphologiques présentées par l'appareil génital de chaque catégorie taxonomique. La figure 26 illustre la position phylogénique de ces catégories taxonomiques d'aprés ces constatations.

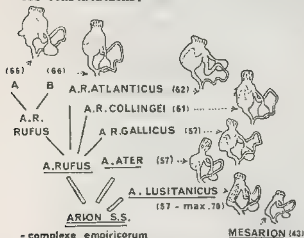


Fig.26 - Schémas phylogénique, dans le genre Arion, du sous-genre Arion s.s. (= Complexe "Arion empiricorum") et du sous-genre Mesarion. Les chiffres indiquent, pour chaque catégorie taxonomique, le nombre moyen de dents latérales et marginales par demi-rangée.

A. r.rufus A apparaît être la forme la plus évoluée avec un appareil génital supérieur doté d'une protubérance, absente chez les autres taxons, et un nombre de dents élevé. A. ater pourrait être une espèce primitive d'aprés ses caractères morphologiques "simplifiés" : spermiducte court, ligula petite, nombre de dents faible. Les sous-espèces montagnardes de A. rufus montrent des affinités avec A. ater, espèce holarctique. A. r.gallicus et A. r.collingei seraient donc, peut-être, les relictes d'un vieux taxon "boréo-alpin" qui s'est diversifié aprés la période glaciaire. Ce phénomène est connu chez d'autres Mollusques terrestres européens, espèces qui vivaient, durant le Pléistocène, dans des plateaux ou des plaines froides et humides et qui colonisèrent les Alpes, parfois aussi les Pyrénées, et le Nord de l'Europe aprés le retrait des glaciers. A. ater, espèce "froide" ou "glaciaire", se serait ainsi établie dans le Nord de l'Europe, laissant seulement des formes relictes affines (peut-être dues à l'hybridation avec l'espèce "chaude" A. rufus) dans les zones de montagne.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADAM, W., 1960 - Faune de Belgique. Mollusques. Tome I, Mollusques terrestres et dulcicoles. Edit. Inst. Roy. Sc. Nat. Belg., Bruxelles, 402 p., 4 pl.

BOETTGER, C.R., 1949 - Zur Kenntnis der grossen Wegschnecken (Arion s.str.) Deutschlands, Arch. Moll., 78 (4-6) : 169-186.

CAIN, A. et WILLIAMSON, M.H., 1958 - Variation and specific limits in the Arion ater aggregate, Proc. Malac. Soc. Lond., 33 : 72-86.

CESARI, P., 1978 - Nota preliminare sulla diffusione in Italia e l'esplosione demographica nel Veneto di Arion lusitanicus Mabille (Mollusca Pulmonata), Soc. Ven. Sc. Nat. - Lavori, 3 : 3-7.

CHEVALLIER, H., 1969 - Taxonomie et biologie des grands Arion de France (Pulmonata : Arionidae), Malacologia, 9 (2) : 73-78.

CHEVALLIER, H., 1972 - Arionidae (Mollusca, Pulmonata) des Alpes et du Jura français, Haliotis, 2 (1) : 7-23.

CHEVALLIER, H., 1974 - Les grands Arion de France (Mollusca, Pulmonata). Taxonomie. Biogéographie. Ecologie. Polymorphisme. Croissance et cycle biologique. Mémoire ronéotypé (Thèse de doctorat d'Université - Paris VI), 234 p.,126 fig.

CHEVALLIER, H., 1977 - Observations sur le polymorphisme des Limaces Rouges (Arion rufus Linné et Arion lusitanicus Mabille) et de l'Escargot Petit-Gris (Helix aspersa Müller), Haliotis, 6 : 41-48.

COLLINGE, W.E., 1893 - On the Occurence of Arion lusitanicus Mab., in the British Isles, and Descriptions of Four new Varieties, Ann.Mag.Nat.Hist., 12(6): 414-415

COLLINGE, W.E., 1897 - Some observations on certain species of Arion, J.of Malac., 6(1) : 7-10, pl.2.

DRAPARNAUD, J., 1805 - Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de la France, Paris, 134 p., 13 pl.

ELLIS, A.E., 1965 a - Arion lusitanicus Mabille in Cornwall, J.of Conch., 25 :285-287.

ELLIS, A.E., 1965 b - Arion lusitanicus Mabille in Devon, Ibid.- ,25 : 345-347.

FERUSSAC, A. D'AUDEBARD DE, 1819 - Histoire naturelle des Pulmonés sans opercule, in Histoire Naturelle des Mollusques, Edit. Arthur-Bertrand, Paris, 128 p., pl.

GERMAIN, L., 1930 - Faune de France, 21 : Mollusques terrestres et fluviatiles (1ère partie), Edit. Lechevalier, Paris, 477 + VIII p., 13 pl.

GITTENBERGER, E., BACKHUYS, W. et RIPKEN, Th., 1970 - De Landslakken van Nederland, Edit. Kon.Ned.Natuurhist.Ver., Leiden, 175 p.

MAGNE, A., 1947 - Les Limaciens des Pyrénées françaises, Sc. et Montagne, suppl. nº58 (Trav. Comm. Sc. & Comité méd. sect. S.O. Club Alpin fr.) : 27-30.

MAYR, E., 1948 - The Bearing of the New Systematics on Genetical Problems. The Nature of Species, Adv. in Genet., 2 : 205-237.

MOQUIN-TANDON, A., 1855 - Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France, Edit.Baillière, Paris, vol. 1, 418 p; vol. 2, 646 p.; atlas, 54 pl.

MORELET, A., 1845 - Description des Mollusques terrestres et fluviatiles du Portugal, Edit. Baillière, Paris, 115 p., 14 pl.

ØKLAND, G., 1922 - Arionidae of Norway, Videnskapsselkapets Skrifter, I, Mat.-naturv. Klasse (5), Kristiana, 62 p., 1 pl.

POLLONERA, A., 1889 - Nuove contribuzioni allo studio degli Arion europei, Atti Roy. Accad.Sc. Torino, 24 : 623-640, pl.9.

QUICK, H.E., 1960 - British Slugs (Pulmonata : Testacellidae, Arionidae, Limacidae), Bull.Brit.Mus.(Nat.Hist.) Zoo., 6(3) : 103-226, 2 pl.

SIMROTH, H., 1885 - Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Vervanditen, Z.wiss.Zoo.Leipzig, 42 : 203-366, pl. 7-11.

SIMROTH, H., 1891 - Die Nacktschnecken der portugiesisch-azorischen Fauna, Nova Acta K. Leop. Carol. D. Akad. Naturf., 56(2) : 203-424, 10 pl.

SCHMID, G., 1970 - Arion lusitanicus in Deutschland, Arch.Moll., 100(1-2) : 95-102.

TAYLOR, J.W., 1902-1907 - Monograph of the Land & Freshwater Mollusca of the British Isles, Edit. Taylor Brothers, Leeds, vol.2 : Testacellidae, Limacidae, Arionidae, 312 p.(12 fasc.), 24 pl.

VAN R. ALTENA, C.O., 1963 - Notes sur les Limaces. 8. Sur l'état de deux espèces nominales de genre Arion, Basteria, 27(1-2) : 1-6.

VAN R. ALTENA, C.O., 1971 - Neue Fundorte von Arion lusitanicus Mabille, Arch.Moll., 101(1-4) : 183-185.

WIKTOR, A., 1973 - Die Nacktschnecken Polens (Slimaki Nagie Polski). Arionidae, Milacidae, Limacidae, Polska Akad.nauk Zak.Zoo.System. i Doswiadc.(Monografie Fauny Polski. Tom 1), 182 p., pl.: 289 fig.

WILLIAMSON, M.H., 1959 - Studies on the colour and genetics of the Black Slug, Proc. Roy. Phys. Soc. Edinb., 27 : 87-93.

ºººººººººººººººººº

HALIOTIS, 11, 1981
p. 101 à 114

ANALYSE ULTRASTRUCTURALE DU FILAMENT BRANCHIAL D'UN MOLLUSQUE BIVALVE *CERASTODERMA GLAUCUM* POIRET 1789. ASSOCIATION PARTICULIERE AVEC DES MICROORGANISMES.

PAR

M. HENRY, N. VICENTE, C. CORNET

Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme
Laboratoire de Biologie Marine
Rue Henri Poincaré - 13397 Marseille Cédex 13

ABSTRACT

Ultrastructural study of the gill filament of *Cerastoderma*. Association with bacteriae.

This work deals with the ultrastructure of the gill epithelium of a bivalve mollusc *Cerastoderma glaucum*. The gill filament - basal structural unit of the branchial lamella - is divided into two parts : the anterior one is composed of frontal cells (F), latero-frontal cells (LF), intermediate cells (I), lateral cells (L) and post-lateral cells (PL). The posterior part shows secretory mucous cells (M), granular cells (G) and free amoebocytes in the lumen of the gill filament. Furthermore some specimens of cockles show bacteriae in gill cells principally located in the nuclear. The question of the symbiotic or pathogenic nature of these bacteriae is arised.

Key-words : Ultrastructure - Gill - Bivalve Mollusc -Bacteria.

Mots-clés : Ultrastructure - Branchie - Mollusque bivalve - Bactérie.

INTRODUCTION

Les branchies des mollusques bivalves assurent deux fonctions essentielles : une fonction respiratoire et un rôle de nutrition. La collecte et le tri de la nourriture particulaire sont assurés par le battement des cils branchiaux qui poussent les particules vers l'organe de transfert de la nourriture représenté par les palpes labiaux (KELLOGS 1951) qui les amènent vers la bouche ou bien les rejettent sous forme de pseudo-fèces dans la cavité palléale et ensuite celles-ci sont éliminées à l'extérieur (OWEN 1964). Certaines cellules branchiales sécrètent un abondant mucus qui agglomère les particules alimentaires pour en faciliter le transport (MASSON 1975). Par ailleurs des phénomènes de pinocytose permettent l'absorption directe par les branchies de particules de petite taille (MASSON 1975). La grande complexité et la haute spécialisation de cet organe nous ont conduits à entreprendre une étude ultrastructurale détaillée d'un mollusque lamellibranche *(Cerastoderma glaucum)*, commun sur le littoral méditerranéen, afin de déterminer avec précision le rôle de chaque catégorie cellulaire constituant l'organe branchial. Les lamelles branchiales comprennent une série de filaments nombreux et serrés. Elles ont en coupe une forme en W et chaque branche du W, accroché à l'axe cténidial comprend un filament direct et un filament réfléchi (OWEN 1964). Chaque filament peut être considéré comme la structure élémentaire de base de la lamelle branchiale, et est constitué d'un ensemble de cellules spécialisées. Les travaux antérieurs se sont principalement attachés à l'étude des cellules ciliées. Chez *Mya*, Fawcett et Porter 1954 ont distingué des cellules frontales, des cellules latéro-frontales et des cellules latérales qui sont morphologiquement semblables mais

en nombre différent chez *Anodonta* (GIBBONS 1961) et *Elliptio* (SATIR 1961, 1965). Les jonctions cellulaires et l'innervation de l'épithélium sont finement analysés chez *Elliptio* (SATIR et GILULA 1970) et le mécanisme du mouvement ciliaire élucidé (GIBBONS 1961, SATIR 1961, 1963, 1965).

Notre étude a pour but d'approfondir la connaissance ultrastructurale du filament branchial d'un mollusque lamellibranche *Cerastoderma glaucum* en distinguant sur coupe transversale deux grandes régions : la région antérieure essentiellement formée de cellules épithéliales diverses à fonctions multiples et la région postérieure constituée de cellules à mucus, de cellules contenant divers types de grains denses et d'amoebocytes . D'autre part nous avons pu remarquer que presque toutes les catégories cellulaires formant le filament branchial peuvent dans certains cas contenir des microorganismes de type bactérien. Cette association n'a encore jamais été décrite à notre connaissance chez *Cerastoderma* et elle méritait donc d'être signalée.

MATERIEL ET METHODES

1. L'espèce étudiée.

La coque (*Cerastoderma glaucum* Poiret 1789) est prélevée dans deux stations naturelles, à Fos (They de la Gracieuse) et à Hyères (Etang des Pesquiers) ainsi que dans une station d'élevage sur l'île des Embiez (Var) où elle est étudiée et cultivée depuis 1974 (LUCAIN et MARTIN 1974 ; LELONG et RIVA 1976).

2. Méthodes

Les animaux adultes sont légèrement préfixés par injection entre les deux valves de glutaraldehyde (TAAB à 24,8 %) à 2,5 % en tampon cacodylate-sucrose (0,2 M ; pH 7,4). De petits fragments de branchies sont aussitôt prélevés et refixés 1 h à + 4° C dans le même fixateur frais. Ils sont ensuite lavés 10 min., en tampon cacodylate-sucrose et post-fixés 30 min., à + 4° C., au tétroxyde d'osmium (MERCK) à 2 % en tampon cacodylate-sucrose. Après un lavage de 10 min. dans le même tampon, les fragments sont deshydratés dans une série à pourcentages croissants d'éthanol et inclus en Epon selon LUFT (1961). Les coupes semi-fines (0,5 - 1 μm) sont effectuées sur un ultramicrotome LKB ultrotome V, colorées au bleu Azur II et montées au Depex. Les coupes ultrafines sont contrastées par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb puis examinées au microscope électronique Philips EM 400 T*

RESULTATS

1. Structure générale des filaments branchiaux

Chaque branchie est constituée de nombreux filaments branchiaux (fig. 1) qui, sur coupe transversale analysée au microscope optique, montrent (figs 1 et 2)

----

* Service commun de Microscopie Electronique de la Faculté des Sciences et Techniques de Saint Jérôme - Marseille

une région antérieure libre (AV) constituant un épithélium cilié et une région postérieure (AR) dépourvue de cils ; dans la région postérieure les filaments branchiaux (f) sont reliés par des ponts cellulaires dans lesquels nous observons des structures musculaires (fig. 1 flèche). Il convient de rappeler que l'eau circule grâce aux mouvements des divers cils le long de la surface libre des filaments (⟶) et pénètre entre ces filaments au niveau des osties (o) (fig. 2 et schéma⟶). Le filament branchial étudié par microscopie électronique montre divers groupes de cellules que nous analyserons successivement de l'avant vers l'arrière (schéma).

1.1- Région antérieure du filament branchial

Le filament branchial montre dans sa région antérieure (fig. 3 et schéma) un ensemble de cellules épithéliales unies par des jonctions (j.), reposant sur une basale (b) au dessous de laquelle se trouve du tissu conjonctif (c). De l'avant vers l'arrière divers groupes de cellules sont visibles, cellules frontales (F), latéro-frontales (LF), intermédiaires (I), latérales (L) et post-latérales (PL).

a. Cellules frontales

Les cellules frontales (F) claires aux électrons sont généralement groupées par 4 (fig. 4) ; de forme allongée,elles présentent à leur partie apicale des microvillosités (mv) et de rares cils courts (ci).Leur noyau (N), basal, est allongé et leur cytoplasme (C) contient un appareil de Golgi (g) supra-nucléaire, des mitochondries nombreuses (m), de l'ergastoplasme (e) et des ribosomes épars (r). Il est remarquable de constater souvent, parmi les cellules frontales claires, la présence d'une cellule frontale particulièrement dense aux électrons(Fd) (fig. 5 et schéma) ; son noyau est sombre et son cytoplasme très riche en ribosomes.

b. Cellules latéro-frontales

Les cellules latéro-frontales (LF) analysées sur coupe transversale sont au nombre de 4, de forme cuboïdale et elles portent une paire de cils (fig. 3). En coupe oblique (fig. 6) elles forment un véritable tissu palissadique. Chaque cellule comprend (figs. 6, 7, 8) un gros noyau basal (N) à hétérochromatine marginale et périnucléolaire dense et à euchromatine peu abondante. Dans le cytoplasme (C) le golgi (g) situé au dessus du noyau montre souvent des saccules concentriques. Les mitochondries (m) à crêtes courtes caractéristiques des Invertébrés marins et les ribosomes (r) sont abondants. A l'apex de la cellule une véritable bordure en brosse est visible (fig. 7) constituée de nombreuses microvillosités (mv) souvent branchues toujours recouvertes d'un épais revêtement granulo-fibrillaire(gf);à la base des microvillosités, des vésicules de pinocytose sont souvent observées (fig. 8, flèche). Les cils (ci) présentent classiquement une partie extracellulaire avec 9 paires de tubules périphériques et une paire centrale(en coupe transversale)et une partie intracellulaire avec un corpuscule basal (cb) et une racine ciliaire (rc). Les racines ciliaires longues et striées atteignent l'espace péri-nucléaire.

c. Cellules intermédiaires

Les cellules intermédiaires (I) uniques sur chaque côté du filament, sont claires aux électrons (fig. 9 et schéma). Elles possèdent un volumineux noyau basal clair (N), un cytoplasme (C) pauvre en organites. Leur bordure apicale souvent concave présente de rares microvillosités courtes (mv).

d. Cellules latérales

Les cellules latérales (L) généralement en un seul exemplaire de chaque côté du filament branchial sont de grande taille et claire aux électrons (fig.10 et schéma). Leur noyau basal, de grande taille (N) est ovoïde ; leur cytoplasme (C) contient un appareil de golgi (g) constitué de nombreux dictyosomes épars, des ribosomes (r) et de très abondantes mitochondries (m). Leur grande caractéristique est l'existence d'une rangée de cils très nombreux et très serrés (fig. 11) dont les racines ciliaires striées (rc), courtes atteignent la membrane nucléaire. Ces longs cils sont déjetés vers ceux des cellules latéro-frontales qu'ils dépassent largement.

e. Cellules post-latérales

De chaque côté du filament branchial une cellule post-latérale (PL) (fig. 12 et schéma) peut être observée faisant le plus souvent hernie. Elle présente un gros noyau (N) riche en hétérochromatine et son cytoplasme (C) contient de très nombreuses mitochondries, d'abondants ribosomes et quelques lysosomes. A l'apex de la cellule les cils sont absents, les microvillosités nombreuses et des vésicules de pinocytose souvent présentes (fig. 12 et 18).

1.2 - Région postérieure du filament branchial

La partie postérieure du filament branchial (fig. 13 flèches), finement pédonculée est constituée d'un ensemble de cellules non ciliées, reposant sur une basale (b) doublée de tissu conjonctif (c) et délimitant une lumière centrale (Lu)(fig. 14). Ces cellules sont caractérisées, les unes par des grains de mucus (M) (fig. 15) qui sont de grosses inclusions ovoïdes claires aux électrons; les autres au contraire contiennent des graines denses de divers types ; nous y avons observé notamment de grandes figures myéliniques (fm) (fig. 16). Dans la lumière du filament nous remarquons des cellules de type amoebocyte (A) (fig. 14).

2. Association particulière avec des microorganismes

Les coques provenant des élevages de l'Île des Embiez montrent de façon presque constante la présence de microorganismes intracellulaires qui ont été retrouvés exceptionnellement et en petit nombre dans les coques récoltées à Hyères et jamais à Fos. Les microorganismes observés sont de type bactérien (figs. 17 à 22) : ils présentent une région nucléaire en îlots clairs contenant de nombreux filaments fins et denses

aux électrons et une région cytoplasmique dont les granules épars ou accumulés sous la membrane plasmique sont de taille et densité variable. La membrane cytoplasmique tripartite est séparée par un espace clair de la paroi tripartite et ondulée. Les bactéries(B) sont toujours intranucléaires ; le plus fréquemment elles abondent dans les cellules post-latérales mais parfois elles peuvent être peu nombreuses (fig. 19) et localisées dans d'autres cellules, frontales, latéro-frontales, latérales et amoebocytes. Les noyaux cellulaires dans lesquels les bactéries abondent sont fortement hypertrophiques (figs. 20, 21, 22). Des cellules totalement nécrosées peuvent, par rupture des membranes plasmiques et nucléaires, libérer des bactéries (fig. 21) à l'extérieur du filament branchial. Dans d'autres cas la cellule toute entière, non lysée fait protrusion hors de l'épithélium branchial (fig. 22) ; à l'extérieur du filament les membranes plasmiques et nucléaires se rompent (flèches) et les bactéries pourront être libérées.

DISCUSSION

L'étude ultrastructurale détaillée du filament branchial de *Cerastoderma glaucum* apporte des données nouvelles en ce qui concerne la physiologie et la pathologie des mollusques bivalves. Il convient de rappeler que, lors de pollutions marines par les métaux lourds par exemple,la branchie des bivalves est un des premiers sites de bioaccumulation des polluants et d'altérations cellulaires graves.

Le filament branchial de coque est un ensemble de cellules unies par des jonctions et reposant sur une membrane basale. Sous la membrane basale le filament est comblé par du tissu conjonctif à l'avant ; à l'arrière on observe une lumière où sont visibles des éléments sanguins. La partie antérieure du filament montre des cellules ciliées dont le nombre varie si l'on se réfère à *Mya* (FAWCETT et PORTER 1954) ou *Elliptio* (SATIR 1961) ; il est bien connu que le rôle essentiel des cellules frontales et latéro-frontales est l'orientation des grosses particules vers la bouche ou la cavité palléale (OWEN 1964) alors que les cellules latérales par le jeu de leurs très longs cils modifient le diamètre de l'ostie et filtrent l'eau vers l'espace inter-lamellaire (GHIRETTI 1964). Parmi les cellules frontales claires peut être observée fréquemment une cellule dense dont le cytoplasme très riche en ribosomes indique une forte activité métabolique. En ce qui concerne les cellules latéro-frontales nous avons pu noter grâce à une fixation aldéhydique préliminaire un collage des deux cils des cellules latéro-frontales. Ce collage disparait si les cellules sont seulement fixées à l'osmium et avait pourtant été signalé à l'état frais chez *Mya* (FAWCETT et PORTER 1954). Nous confirmons donc la réalité du collage des cils, phénomène qui renforce leur action. Les cellules latéro-frontales avec leur grand revêtement granulo-fibrillaire et leurs vésicules de pinocytose participent vraisemblablement à des phénomènes importants d'absorption. Les cellules post-latérales qui possèdent des microvillosités et des vésicules de pinocytose pourraient absorber les substances ayant franchi l'ostie.

La partie arrière du filament branchial peu étudiée à notre

connaissance est pourtant une zone capitale pour les échanges entre l'eau et le milieu sanguin. Elle contient des cellules à mucus. Ce dernier rejeté à l'extérieur des cellules forme un film muqueux permettant l'enrobage des particules et leur transport. Les autres cellules à grains denses contiennent vraisemblablement pour une part les diverses enzymes qui assurent la digestion intracellulaire de toutes les particules absorbées. Les figures myéliniques observées sont l'aboutissement d'une dégradation intra-cellulaire. Dans la lumière du filament branchial à côté des polynucléaires, les macrophages observés pourraient provenir de cellules antérieurement fixées sur la paroi arrière du filament et ayant secondairement migré dans la lumière. Un tel phénomène peut être rapproché de la formation des macrophages alvéolaires de vertébrés à partir des cellules pulmonaires fixes (COIDAN-SPOERRI 1967). Ces cellules macrophages pourraient bien entendu jouer un rôle capital lors des phénomènes pathologiques.

Le problème de l'existence de bactéries dans le filament branchial ne pouvait être passé sous silence. Si de telles associations sont fréquentes chez les éponges (Bertrand et Vacelet 1971, Bautista 1972, Sara et Vacelet 1973, Vacelet 1975, Vacelet et Donadey 1976, 1977), chez les mollusques bivalves ces associations sont rares. De plus ces bactéries, d'un seul type morphologique ont une grande importance numérique et une localisation intranucléaire assez exceptionnelle. Elles colonisent diverses catégories cellulaires et sont expulsées hors des branchies soit par lyse des cellules en place, soit par émission des cellules à l'extérieur et lyse secondaire de la cellule.

Dans l'état actuel de l'étude de cette association nous ne pouvons dire s'il s'agit d'une symbiose de type mutualiste comme cela est parfois le cas chez les Eponges (VACELET 1971) ou bien s'il s'agit d'un état d'équilibre précaire entre la coque et des bactéries pathogènes, ces dernières étant capables d'entraîner la mort de leur hôte au cas où l'équilibre serait rompu.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAUTISTA, C., 1972 - Sobre la présencia y digestion de bactéries en *Euspongia officinalis. Boln. R. Soc. esp. Hist. nat.*, 70 : 231-237.

BERTRAND, J.C., et VACELET, J., 1971 - L'association entre Eponges cornées et Bactéries *C.R. Acad. Sc. Paris.*, 273 : 638-641.

COIDAN-SPOERRI, R., 1967 - Transformation de cellules épithéliales alvéolaires pulmonaires en phagocytes observée in vitro en contraste de phase. *Arch. Anat. Histol. Embryol.*, 50 : fasc. 5/8 : 285-292.

FAWCETT, D.W., et PORTER, K.R., 1954 - A study of the fine structure of ciliated epithelia. *J. Morphol.*, 94 : 221-281.

GHIRETTI, F., 1964 - Respiration 175-208 in WILBUR, K.M., et YONGE, C.M., Physiol. of Mollusca. *Acad Press. edit., Now Yord and London.*

GIBBONS, I.R., 1961 - The relationship between the fine structure and direction of beat in gill cilia of a lamellibranch mollusc. *J. Biophs. Biochem. Cytol.*, 11 : 179-205.

KELLOGS, J.L., 1951 - Ciliary mechanisms of lamellibranchs with descriptions of anatomy. *J. Morph.*, 26 : 624-701.

LELONG, P., et RIVA, A. 1976 - Relations entre croissance de bivalves et phytoplancton en lagune et bassin fermé. *Haliotis*, 7 : 104-109.

LUCAIN, C., et MARTIN, Y., 1974 - Culture expérimentale de Mollusques bivalves essais sur *Cardium glaucum* Brugière 1789. *Thèse de Doctorat de Spécialité, Biol. Appliquée, Marseille.* 1-186.

LUFT, J.H., 1961 - Improvenents in epoxy resin embedding methods. *J. Biophys. and Biochem. Cytol.*, 409-414.

MASSON, M., 1975 - Etude expérimentale de la croissance et de la nutrition de la larve de *Mytilus galloprovincialis* (LMK) Mollusque pelecypode. *Thèse Doct. 3ème cycle, Caen*, 1-125.

OWEN, G., 1964 - Feeding 1-43 in WILBUR, K.M., et YONGE, C.M., Physiol. of Mollusca. *Acad. Press edit., New-York and London.*

SARA, M., et VACELET, J., 1973 - Ecologie des Demosponges in Traité de Zoologie.*Anat. Syst. Biol. : Spongiaires.* GRASSE, P.P., ed. Masson, Paris III : 462-576.

SATIR, P., 1961 - The mechanism of ciliary motion. *Doctorat Thesis, Rockfeller University , New-York.*

SATIR, P., 1963 - Studies on cilia : The fixation of the metachronal wave. *J. Cell. Biol.*, 18 :345-365.

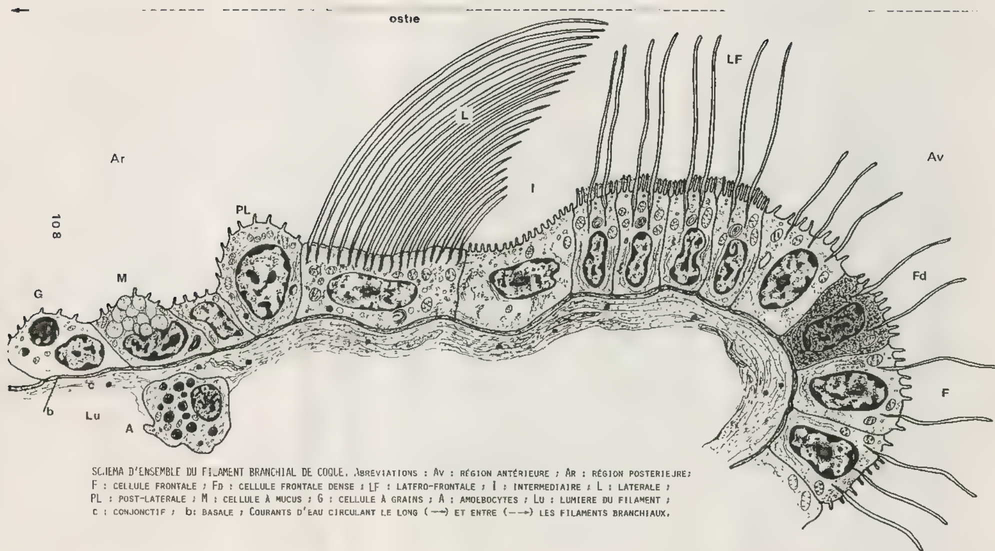
SATIR, P., 1965 - Studies on cilia : II.Examination of the distal region of the ciliary shaft and the role of the filaments in motility. *J. Cell. Biol.*, 26 : 805-834.

SATIR, P., et GILULA, N.B., 1970 - The cell junction in a lamellibranch gill ciliated epithelium localisation of Pyroantimonate precipitate. *J. Cell. Biol.*, 47 : 468-487.

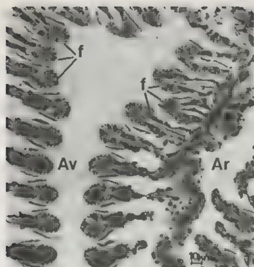
VACELET, J., 1975 - Etude en microscopie électronique de l'association entre Bactéries et Spongiaires du genre *Verongia* (Dictyoceratida). *J. Micr. Biol. Cell.*, 23 (3) : 271-288.

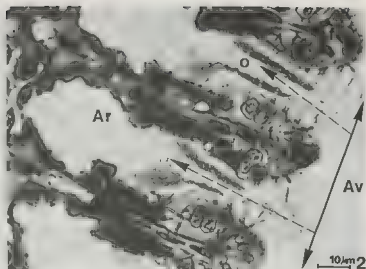
VACELET, J., et DONADEY, C., 1976 - Diverses modalites d'association entre Spongiaires et Bactéries. *J. Micr. Biol. Cell.*, 27a.

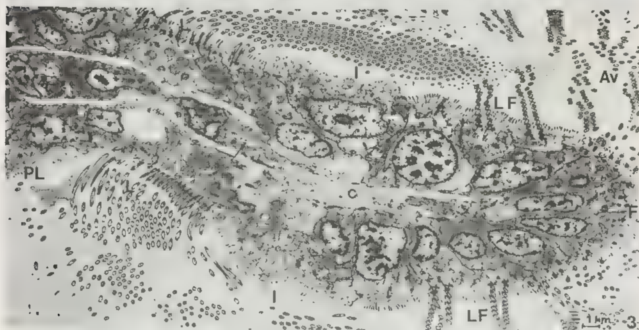
VACELET, J., et DONADEY, C., 1977 - Electron microscope study of the association between some Sponges and Bacteries. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, 30 : 301-314.

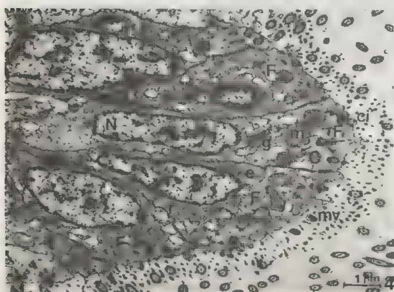


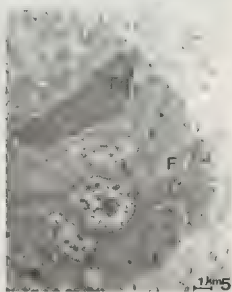
SCHEMA D'ENSEMBLE DU FILAMENT BRANCHIAL DE COQUE. ABREVIATIONS : Av : RÉGION ANTÉRIEURE ; Ar : RÉGION POSTERIEURE; F : CELLULE FRONTALE ; FD : CELLULE FRONTALE DENSE ; LF : LATERO-FRONTALE ; I : INTERMEDIAIRE ; L : LATERALE ; PL : POST-LATERALE ; M : CELLULE À MUCUS ; G : CELLULE À GRAINS ; A : AMOEBOCYTES ; Lu : LUMIERE DU FILAMENT ; c : CONJONCTIF ; b: BASALE ; COURANTS D'EAU CIRCULANT LE LONG (—→) ET ENTRE (- - →) LES FILAMENTS BRANCHIAUX.

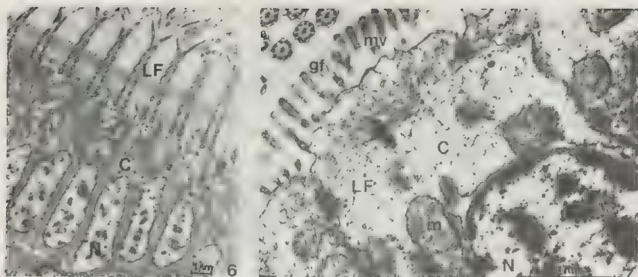

f
f
Av
Ar


f
o
Ar
Av
2


I
LF
Av
PL
c
F
I
LF
3


F
N
cl
m
F
g
e
F
mv
4


F
5



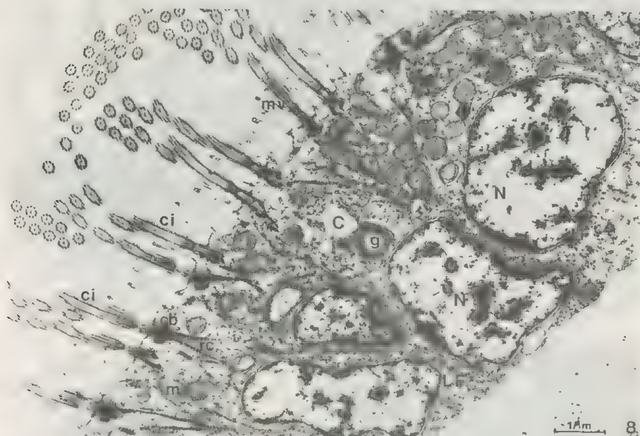
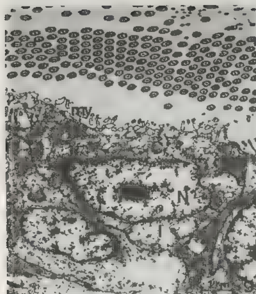
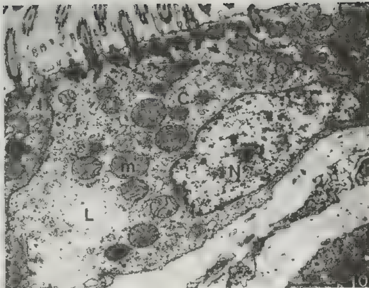
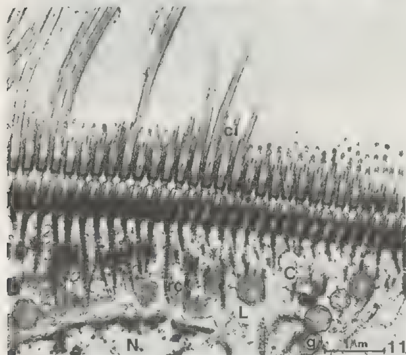


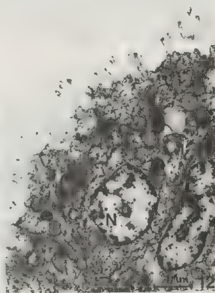
fig. 1 et 2 : Coupes transversales semi-fines de filaments branchiaux (f); Av = région avant ; Ar = région arrière. fig 1 → = structures musculaires ; fig. 2 → = circulation de l'eau le long des filaments ; → eau pénétrant entre les filaments par l'ostie (O).

Figs 3.à 8 : Electromicrographies : C = cytoplasme ; F = cellule frontale ; Fd = cellule frontale dense ; I = cellule intermédiaire ; L = cellule latérale ; N = noyau ; LF = cellule latéro-frontale ; PL = cellule post-latérale. c = conjonctif ; cb = corpuscule basal; ci = cil ; e = ergastoplasme ; gf = revêtement granulo-fibrillaire ; m = mitochondrie ; mv = microvillosités ; g = appareil de Golgi ; r = ribosomes ; rc = racine ciliaire ; → = vésicules de micropinocytose.









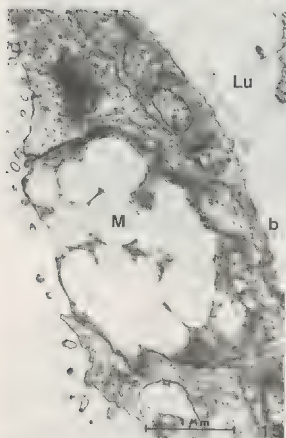
figs. 9 à 12 : Electromicrographies de cellule intermédiaire (I), latérales (L), et post-latérales (PL). N = noyau ; C = cytoplasme ; ci = cils ; g = appareil de Golgi ; m = mitochondrie ; mv = microvillosités ; r = ribosomes ; rc = racine ciliaire.

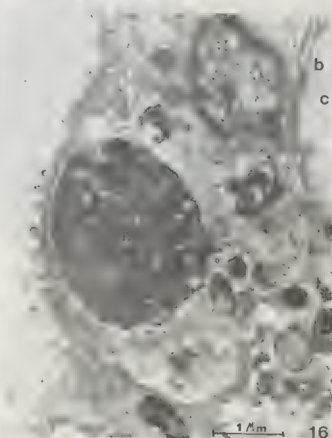
fig. 13 : Coupe semi-fine d'un filament branchial (f) :Ar = région postérieure délimitée par →.

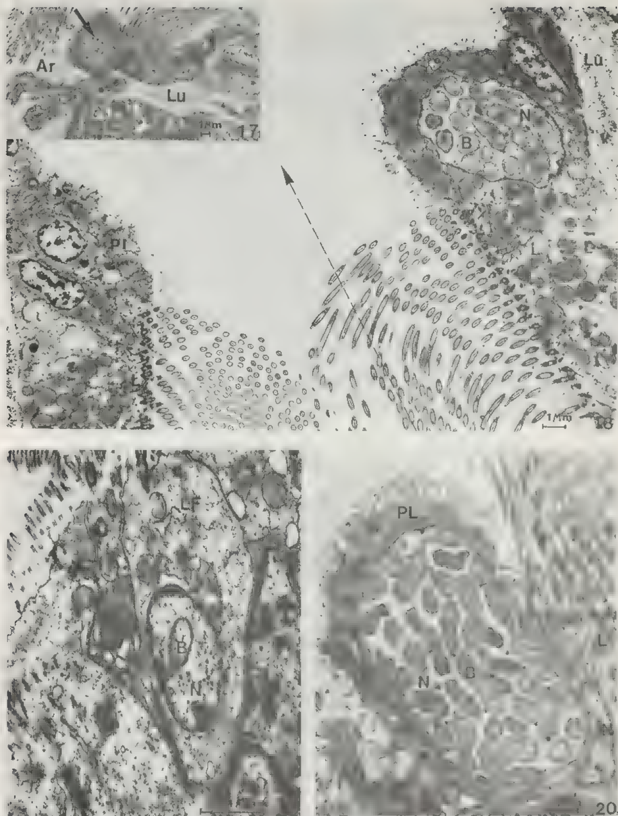
figs : 14 à 16 : Electromicrographies des cellules de la région postérieure du filament branchial A = amoebocytes ; Lu = lumière du filament ; M = mucus ; b = basale ; c = conjonctif ; fm = figure myélinique.

Ar 10 µm 13

A c b M Lu 1 µm 14







figs 17 à 22 : Bactéries intranucléaires, nombreuses dans les coques récoltées aux Embiez (figs. 17, 19 à 22), rares dans celles de Hyères (fig. 18). fig. 17 : coupe semi-fine ; Ar = partie arrière du filament branchial ; Lu = lumière ; ➤ = bactéries intranucléaires. Figs. 18 à 22 : Electromicrographies ; B = bactérie ; N = noyau ; L = cellule latérale ; LF = cellule latéro-frontale ; PL = cellule post-latérale ; ➤ = rupture des membranes plasmiques et nucléaires ; ---➤ circulation de l'eau.

N

1 μm 21

B

N

1 μm 22

HALIOTIS, 11, 1981
p. 115 à 120

LA VISCOSITE DE L'HEMOLYMPHE DE L'ESCARGOT (*Helix pomatia* L.) SES VARIATIONS ET LEURS CONSEQUENCES SUR LE TRAVAIL DU COEUR.

par Jean Pierre HEROLD
Laboratoire de Physiologie Animale, Faculté des Sciences,
Route de Gray. 25030 - BESANCON CEDEX.

ABSTRACT

Title : Haemolymph viscosity of the snail *Helix pomatia* L., and its importance in cardiac energetics.

The viscosity of the haemolymph from *Helix* is measured in centipoises ; changes were observed in proportion to water content of the snail. Maximal values occur in hibernating snails. Cardiac power and frequency are subordinate to the viscosity of perfusion fluid which represents an important hemodynamic parameter.

RESUME

La viscosité de l'hémolymphe, exprimée en centipoise , varie en fonction de l'état d'hydratation de l'animal. Sa valeur maximale, proche de deux centipoises, est mesurée chez des Escargots hibernants épiphragmés. La fréquence des systoles et la puissance mécanique du ventricule isolé dépendent de la viscosité du liquide de perfusion qui constitue un facteur hémodynamique trop souvent ignoré.

Key words: haemolymph, viscosity, cardiac power.

Mots clé : hémolymphe, viscosité, coeur, puissance mécanique.

1 - LA VISCOSITE DE L'HEMOLYMPHE : SES EFFETS SUR LES PARAMETRES MECANIQUES DE L'ACTIVITE DU VENTRICULE.

Parmi les caractéristiques physicochimiques de l'hémolymphe, il en est une qui reste systématiquement ignorée, c'est la viscosité. JONES (1971), dans l'étude des variations de pression produites par le coeur d'*Helix* n'en fait pas mention. CIVIL et THOMPSON (1972), dans l'étude hydrodynamique du coeur, placé dans un péricarde artificiel, n'utilisent qu'une solution minérale et négligent ce facteur. DALE (1973) dans une étude des fonctions du sang de l'escargot ignore également cette propriété du fluide circulant.

Cependant la viscosité de l'hémolymphe a probablement son importance dans les processus de remplissage et de vidange de la cavité ventriculaire. Si la concentration totale en soluté de l'hémolymphe se situe entre 16 et 86 $g.l^{-1}$, comme le montre BURTON (1964, 1965), il doit résulter des variations mesurables de la viscosité de ce liquide biologique.

Or, les rares chiffres disponibles dans la littérature ne sont pas exprimés en unités C.G.S. de viscosité, mais en temps d'écoulement à travers un orifice capillaire (WINTERSTEIN, 1914) ils n'apportent donc que peu de renseignements.

a. Mesure de la viscosité

Pour fournir de nouveaux éléments à ce problème bien particulier, nous avons fait appel à un matériel de haute précision : le viscosimètre à cylindres coaxiaux LOW SHEAR 100. Son principe en est simple, la déviation de l'axe mobile d'un cyclindre axial, suspendu à une lame de torsion, est enregistrée lorsque tourne à vitesse constante la cuvette du cylindre externe contenant le liquide dont la viscosité est à déterminer. Les résultats sont exprimés en centipoises à une température de 22°C. Chaque essai est effectué sur 0,5 ml de liquide. Nous avons choisi comme viscosité de référence celle de la solution physiologique de Ringer à 114 mM (soit NaCl = 111 ; KCl = 1,8 ; $CaCl_2$ = 1,08 ; pH = 7,2).

Les hémolymphes sont obtenues par ponction de la veine pulmonaire des animaux. Ceux-ci ont la même provenance : reçus au laboratoire au mois de novembre, ils sont séparés en quatre lots :

. Deux lots d'*Helix* sont conservés hibernants, inactifs, l'un est formé d'animaux munis de leur épiphragme calcaire, l'autre,d'escargots fermés par leurs opercules membraneux.

. Deux autres lots d'animaux sont rendus actifs par contact avec de l'eau. Débarrassés de leurs opercules, ils sont maintenus ainsi en état d'hydratation pendant quatre jours avant les prélèvements. Le premier lot de ces animaux actifs est conservé à jeun, le deuxième nourri avec du matériel végétal.

Tous les lots sont placés à la même température de 22°C+1 pendant la durée de stabulation en laboratoire. Les résultats sont les suivants, exprimés en centipoise et rapprochés de la teneur procentuelle en eau de l'animal entier :

	Viscosité de l'hémolymphe	Teneur en eau de l'animal entier en %
Helix hibernants :		
- inactifs épiphragmés	1,87 ± 0,13	60,9 ± 4,2
- inactifs avec opercule membraneux	1,73 ± 0,09	
Helix actifs hydratés		
- non nourris	1,63 ± 0,12	68,1 ± 3,3
- nourris	1,22 ± 0,08	72,5 ± 3,2
Solution témoin de Ringer	1,029 ± 0,008	

Il apparaît clairement que des écarts importants de viscosité existent dans l'hémolymphe des animaux selon leur état d'hydratation. D'après BURTON (1964), la teneur en eau de l'hémolymphe varie de 91,4 à 98,4%, alors que celle du myocarde n'oscille qu'entre 79,8 et 83,1% (RIPPLINGER, JOLY et BRIDE, 1962).

C'est donc le compartiment liquide de l'organisme qui supporte l'essentiel des variations d'hydratation de l'animal, ces phénomènes d'hémodilution et d'hémoconcentration s'accompagnent de modifications de la viscosité. Il est remarquable que celle-ci puisse

atteindre une valeur relative double de celle du liquide physiologique. Ceci doit logiquement avoir des conséquences sur le comportement mécanique du coeur, par exemple lors du passage de la perfusion par de l'hémolymphe à une perfusion par du Ringer.

b. Conséquences mécaniques

L'étude de nombreux enregistrements graphiques et l'analyse de l'évolution de l'activité cardiaque après perfusion par des solutions minérales montre que l'un des paramètres de l'activité, la fréquence des systoles, est modifié systématiquement dans les trois premières minutes qui suivent le remplacement de l'hémolymphe par une solution minérale.

Dans tous les cas on enregistre un effet chronotrope positif à la suite de l'introduction d'un même volume de Ringer dans la canule de perfusion, en remplacement de l'hémolymphe, à P_{O_2} constante. Cette augmentation de fréquence atteint 25 à 40%. Dans le cas de perfusion par des solutions minérales à un ou deux cations le même phénomène d'accélération apparait, mais masqué en partie par l'effet propre de chaque ion.

Pour analyser cette observation nous avons augmenté artificiellement la viscosité du Ringer par une substance neutre : la gélose. Des solutions de Ringer gélosé de concentrations en gélose décroissantes, étudiées au viscosimètre à cylindres coaxiaux, nous a permis de retenir une solution de 1,75 centipoise , valeur proche de celle d'hémolymphes d'Escargots hibernants. Perfusée par cette solution, la fréquence des systoles du ventricule isolé, ne présente plus cette accélération rapide lors de l'échange hémolymphe-Ringer:

Solution de perfusion	Fréquence des systoles
Hémolymphe 1,73 - 1,87 centipoise	100 %
Ringer 1,03 centipoise	120 à 145 %
Ringer gélosé 1,75 centipoise	100 à 105 %

Donc une solution artificielle, de même viscosité que l'hémolymphe, supprime cet effet chronotrope et montre que les phénomènes de viscosité se traduisent par une absorption irréversible d'énergie mécanique, apparente ici au niveau du rythme ventriculaire. L'évaluation de la puissance mécanique de l'organe apporte la confirmation nécessaire à ces observations.

2 - LE TRAVAIL DU COEUR : EFFET DES VARIATIONS DE VISCOSITE DU LIQUIDE DE PERFUSION.

Pour mettre en évidence le rôle de la viscosité sur le travail du coeur nous avons mesuré le débit du coeur perfusé sur canule de STRAUB, soit avec le liquide de Ringer (viscosité 1 centipoise), soit avec l'hémolymphe de viscosité 1,87 centipoise. La technique de mesure a été décrite précédemment (HEROLD, 1975) elle permet d'exprimer le travail en

unité de puissance, le watt (unité du Système International) recommandée en Biologie.

Le dispositif volumétrique utilisé permet la mesure du volume d'éjection du ventricule battant à fréquence connue, et perfusé sous des pressions de liquide exprimées en hauteur d'eau qui imposent à l'organe des conditions d'activité stables. En augmentant la hauteur du liquide de 2 en 2 cm nous calculons la puissance mécanique du ventricule pour chaque valeur choisie par la relation suivante :

$P = \mu.g.h.V.N.$

où μ = poids spécifique du liquide de perfusion en $Kg.m^{-3}$

g = accélération de la pesanteur en $m.s^{-2}$

h = hauteur du liquide dans la canule en m.

V = volume d'une ondée ventriculaire lue en μl donc $m^3 10^{-9}$.

N = fréquence en systoles par minute.

Pour rester dans des valeurs physiologiques, nous conservons la fréquence exprimée en systoles.mn^{-1} pour ne pas faire intervenir des fractions de systole qu'impose normalement l'expression d'une fréquence en Hertz (systole.s^{-1}). En conséquence la puissance est obtenue en Joule.mn^{-1}. Il est aisé de transformer ce résultat en Joule.s^{-1} donc en watt. P est alors exprimé en watt .10^{-6}.

Par ailleurs nous exprimons la puissance par unité biologique, donc en watt.10^{-6} par ventricule. Or il est évident que le poids des organes n'est pas rigoureusement identique. Sur un lot homogène d'Escargots il est de 28 ± 3 mg. Malgré l'erreur ainsi introduite nous pensons qu'il est à la fois utile et signifiant d'exprimer les caractéristiques ergométriques par unité anatomique et fonctionnelle plutôt que par unité de poids. Précisons encore que la P_{O_2} de l'hémolymphe est fixée à 150 torr, et que nous avons tenu compte du poids spécifique de l'hémolymphe. Sa mesure, faite à l'aide de la balance de MOHR, donne $\mu = 1,0130.10^3$ $Kg.m^{-3}$. Ce chiffre correspond d'après le Handbook of Chemistry and Physics à une concentration en soluté de 50 $g.l^{-1}$. La correspondance est satisfaisante avec les données de BURTON (1964). Les tableaux suivants représentent les moyennes des résultats obtenus pour les quatre valeurs de pression retenues, et pour deux valeurs extrêmes de viscosité.

Puissance mécanique d'un ventricule isolé perfusé par l'hémolymphe

h : $m.10^{-2}$	2 ± 0,1	4 ± 0,1	6 ± 0,1	8 ± 0,1
V : $m.^3.10^{-9}$	6,8 ± 0,5	7,3 ± 0,4	9,6 ± 0,5	11,9 ± 0,6
N : systoles.mn^{-1}	34 ± 3	37 ± 4	42 ± 4	49 ± 5
P : watt.10^{-6}	0,76 ± 0,21	1,78 ± 0,18	3,99 ± 0,15	7,71 ± 0,16
Nombre d'expériences	(12)	(12)	(12)	(12)

Résultats accompagnés de leur erreur standard et du nombre d'expériences ( ).
Viscosité = 1,87 centipoise . (hémolymphe d'animaux épiphragmés).
P_{O_2} = 150 torr.

Puissance mécanique du ventricule perfusé par le liquide de Ringer

h : $m.10^{-2}$	2 ± 0,1	4 ± 0,1	6 ± 0,1	8 ± 0,1
V : $m^3.10^{-9}$	6,6 + 0,4	8,2 + 0,3	10,6 ± 0,4	14,6 ± 0,5
N : systoles.mn^{-1}	41 ± 3	50 + 4	55 + 4	58 ± 4
P : watt.10^{-6}	0,88 ± 0,18	2,68 ± 0,16	5,7 ± 0,16	11,06± 0,14
Nombre d'expériences	(9)	(10)	(10)	(10)

Viscosité = 1 centipoise.
P_{O_2} = 150 torr.

L'analyse de ces résultats montre que la puissance du coeur, perfusé dans des conditions expérimentales identiques est significativement différente, selon que le liquide est de l'hémolymphe ou du Ringer.

Les valeurs sont en moyenne de 40% supérieure dans la solution artificielle. Ce phénomène trouve son origine à la fois dans un volume de l'ondée ventriculaire plus grand, et également dans une fréquence des systoles supérieure. Pour expliquer celà nous pensons qu'il suffit d'invoquer les facteurs viscosité et poids spécifique. En effet, à pression constante, le remplissage de la cavité ventriculaire, puis la propulsion du liquide au cours de la systole, absorbent une part d'énergie dans le cas de l'hémolymphe dont les caractéristiques hydrodynamiques sont différentes de celles de la solution minérale.

Les effets de la viscosité du liquide biologique que nous avons pu mesurer avec précision, se traduisent bien par une perte d'efficacité de la pompe cardiaque.

CONCLUSION.

Pour rendre compte du travail mécanique du coeur nous pensons avec SCHWARTZKOPF (1954), que les mesures hydrodynamiques sont bien supérieures aux techniques myographiques classiques ou aux convertisseurs mécano-électriques utilisés par PAUL (1961) et ALMQUIST (1973), qui n'apportent qu'une estimation des propriétés dynamiques de l'organe. Nous avons pu chiffrer en watt la puissance mécanique du coeur perfusé, et ainsi mettre en évidence le rôle d'un paramètre peu connu des solutions de perfusion : la viscosité. Mesurée sur diverses hémolymphes et sur la solution physiologique minérale, elle présente des valeurs qui, exprimées en centipoise, diffèrent notablement. Elle peut varier du simple au double. Les conséquences sur le travail du coeur ont été mises en évidence de façon signifivative. L'augmentation de viscosité du liquide de perfusion s'accompagne d'une diminution d'efficacité de la pompe cardiaque. Il est alors raisonnable de penser que les conséquences de la viscosité du sang plus élevée à certaines périodes de l'année, sont sensibles au niveau de toute la physiologie de la circulation chez les Gastéropodes.

REFERENCES

ALMQUIST M. (1973) - Dynamic properties of strech induced chronotropy in the isolated heart of the snail *Helix pomatia* L. *Acta Physiol. Scand.*, 87, 1, 39 A.

BURTON R.F. (1964) - Variations in the volume and concentration of the blood of the snail in relation to the water content of the body. *Canad. J. Zool.*, 42, 1085-1097.

BURTON R.F. (1965) - Variations in the water and mineral contents of some organs of the snail *Helix pomatia* L. *Canad. J. Zool.*, 43, 771-779.

CIVIL G.W., THOMPSON T.T. (1972) - Experiments with isolated heart of the gastropod *Helix pomatia* in an artificial pericardium. *J. Exp. Biol.*, 56, 239-247.

DALE B. (1973) - Blood pressure and its hydraulic functions in *Helix pomatia* L. *J. Exp. Biol.*, 59, 477-490.

HEROLD J.P. (1975) - De l'énergétique du ventricule isolé d'un Mollusque, l'escargot (*Helix pomatia* L.). Thèse Sciences, Université de Besançon, n°105, 285 p.

JONES H.D. (1971) - Circulatory pressures in *Helix pomatia* L. *Comp. Biochem. Physiol.*, 39 A., 289-295.

PAUL D.H. (1961) - Effects of calcium on the spontaneous contractions of the isolated ventricle of the snail *Helix pomatia*. *Experientia*, 17, 310-312.

RIPPLINGER J., JOLY M., BRIDE M. (1962) - Modifications des teneurs ioniques de l'hémolymphe et du myocarde chez *Helix pomatia* mis au contact de solutions salines. *C.R.Soc.Biol.*, 156, 4, 683-687.

SCHWARTZKOPF J. (1954) - Uber die Leistung des isolierten Herzens der Weinbergschnecke (*Helix pomatia*) in kunstlichen Kreislauf. *Z. Vergleich. Physiol.*, 36, 543-594.

WINTERSTEIN H. (1925) - in *Handbuch der vergleichenden Physiologie*. Bd.I. Iéna, Verlag. F. Fisher.

HALIOTIS, 11, 1981
p. 121 à 127

LES ESPECES DU GENRE PISIDIUM C.PF.(BIVALVIA, SPHAERIIDAE) RECUEILLIES PAR JACQUES DE MORGAN EN IRAN

par

J.G.J.KUIPER
121, rue de Lille,75007-Paris

RESUME

Les mollusques terrestres et dulçaquicoles récoltés de 1886 à 1910 par Jacques de Morgan, en Perse, comprennent à peu près 1800 spécimens de Pisidium provenant d'une trentaine de localités. Ils appartiennent à quatre espèces, à savoir: P.casertanum(Poli), espèce à répartition cosmopolite et présente dans toutes les séries iraniennes; P.subtruncatum Malm, espèce holarctique, présente dans 9 séries avec un nombre total de 60 individus; P.dancei Kuiper, probablement une endémique iranienne, présent dans 13 séries comprenant 220 individus; P.annandalei Prashad, espèce asiatique (au S de l'Himalaya) et de la région méditerranéenne orientale, présent dans 6 séries avec un nombre total de 20 individus.

ABSTRACT

The French geologist, archeologist and zoologist Jacques Jean-Marie de Morgan (1867-1924), head of the French Scientific Delegation to Persia from 1897 to 1912, collected molluscs, both recent and fossil. These important materials were donated to the Muséum d'Histoire Naturelle of Paris in 1917 and 1922. Among them were about 30 samples of Pisidium, comprising nearly 1800 specimens. They appear to belong to 4 species viz. the cosmopolitan P.casertanum(Poli), present in all Iranian samples and comprising more than 80% of the total number of Pisidia; the holarctic P.subtruncatum Malm in 9 Iranian samples with about 60 individuals; P.dancei Kuiper, probably an endemic Iranian species, present in 13 samples comprising 220 individuals; P.annandalei Prashad, widely distributed in southern Asia and also occurring in the eastern part of the Mediterranean region, present in 6 Iranian samples with 20 specimens. All localities are situated in the NW half of Iran, N.of Esfahan.

-o-o-o-o-

Jacques Jean-Marie de Morgan (1867-1924), géologue de formation (Ecoles des Mines de Paris), mais archéologue par vocation, fut nommé en 1892 directeur général des Antiquités de l'Egypte et placé en 1897 à la tête de la Délégation scientifique francaise en Perse (Germain 1924). De 1886 à 1910, peu avant sa retraite du service gouvernemental en 1912, il effectua plusieurs voyages d'exploration archéologique en Iran et dans les pays limitrophes. Comme il s'intéressait également à la zoologie et particulièrement à la malacologie, il ne négligeait aucune occasion de recueillir des mollusques, tant fossiles que récents, espérant pouvoir publier ultérieurement toutes ses récoltes dans un mémoire d'ensemble (Morgan 1910). Mais devant l'étendue de la tâche archéologique qu'il s'était assignée, il finalement abandonna ce projet en cédant, en 1917 et en 1922, ses riches collections de mollusques au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.

En 1960, le Professeur Edouard Fischer-Piette, à l'époque directeur du Laboratoire de Malacologie, me proposa d'en étudier les Sphaeriidae, proposition que j'acceptai avec empressement étant donné que pratiquement rien n'était encore connu

sur la faune des petits bivalves d'eau douce de ces contrées.

Les matériaux du genre Pisidium C.Pf. récoltés par Morgan et son équipe comptent à peu près 1800 spécimens provenant de 28 localités situées dans le secteur compris entre Ispahan, Kirmanchah , Dilman, Ardabil et Qazvin.

Quatre espèces, dont une nouvelle pour la science, furent signalées, à savoir: Pisidium casertanum(Poli), P.subtruncatum Malm, P.annandalei Prashad et P.dancei Kuiper, plus quelques spécimens dont l'appartenance spécifique est incertaine. Comme les échantillons n'étaient que sommairement étiquetés soit avec un numéro soit avec un nom de lieu écrit parfois en langue farsi (sans doute de la main d'un de ses collaborateurs locaux), les résultats, à l'exception de Pisidium dancei (Kuiper 1962a), ne purent pas être publiés faute de données topographiques. Ce n'est que vingt ans plus tard que j'ai pu terminer le manuscrit, grâce à M.Tillier, responsable des collections de mollusques continentaux au Laboratoire de Malacologie, qui a mis à ma disposition le fichier topographique retrouvé de Jacques de Morgan.

Ci-après suivent les descriptions du terrain, placées entre guillemets, telles que Morgan les avaient rédigées, accompagnées de mes déterminations. Le numérotage correspond à celui du fichier de Morgan. Comme il ne faisait aucune notice d'ordre écologique - de même qu'il ne notait pas les dates de récolte - nous restons en général dans l'incertitude sur le caractère de l'habitat des espèces recueillies.

Je tiens à exprimer ici une fois de plus ma reconnaissance au Professeur Fischer-Piette pour l'occasion qu'il m'a donnée d'étudier cette collection intéressante, à M.Gaillard et à M.Tillier pour leur aide bibliographique très appréciée, et, enfin, à mes amis Ali et Riekje Soltani-Mande, de Téhéran, qui se sont donné, il y a vingt ans, beaucoup de peine pour essayer de localiser certains noms géographiques.

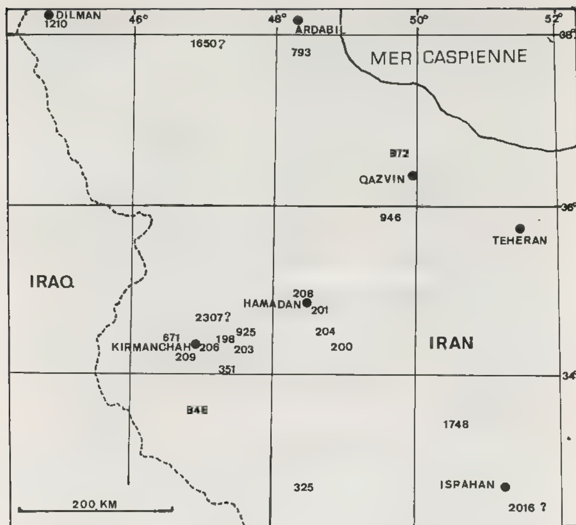
LOCALITES ET ESPECES RECUEILLIES

198 "Tagh-é-Bostân. Localité célèbre par des grottes sassanides, dans la vallée du Qara-son en face de Kermanchah. Rochers calcaires sans végétation. Sources abondantes. Climat iranien tempéré (alt.1480 m.)." P.annandalei, P.casertanum, P.dancei, P.subtruncatum.

200 "Dowletâbâd. Ville du district de Malayir située entre Bouroudjird et Hamadan, dans une large vallée d'alluvions au pied de collines sédimentaires. Pays stérile, plantations et jardins autour de la ville. Climat iranien moyen." P.annandalei, P.casertanum, P.dancei.

201 "Gendj-Nâmeh. Ravin de l'Elvend (alt.2355 m.), au dessus de Hamadan. Terrains éruptifs, quelque peu d'herbe dans le ravin. Climat très rigoureux, 4 à 5 mois de neige, exposition au Nord." P.casertanum.

203." Bisoutoun. Rocher célèbre situé près de Kirmanchah sur la route de cette ville à Hamadan. Sources abondantes. Large vallée d'alluvions, sans arbres. Climat sec et rigoureux. Alt. 1360 m." P.casertanum, P.dancei,P.subtruncatum.



Situation approximative des localités iranniennes prospectées par J.de Morgan.

204 "Pariazan près de Touï-Sirkan. Bourg et village situés au sud de l'Elvend. Végétation naturelle très pauvre; jardin et plantations. Rochers volcaniques. Climat iranien moyen." P.casertanum.

206 "Kirmanchah. Ville importante du Kurdistan méridional au pied d'une montagne calcaire aride, dans une large vallée d'alluvions, celle du Qara-son. Climat iranien tempéré. Alt. 1470 m." P.casertanum, P.dancei, P.subtruncatum.

207 "Tchechma Deh. Village Baktyari sur le plateau non loin d'Ispahan (3 jours) au milieu d'une chaîne calcaire dépourvue de végétation. Vallée très fertile, sources abondantes. Climat iranien normal." P.casertanum, P.dancei, P.subtruncatum.

208 "Hamadan. Ville du plateau persan (alt.1960 m.) situé au pied de l'Elvend. Sous-sol éruptif, alluvions de la plaine. Montagne dénudée (Ghiavans).Nombreux jardins autour de la ville et dans les vallons de l'Elvend. Climat iranien extrêmement rigoureux (parfois 2 m de neige dans la ville - janv.1891)." P.casertanum.

209 "Mohammed Khan Zekkhi. Village de la plaine de Mahidècht, au sud de Kirmanchah. Large vallée d'alluvions bordée de montagnes calcaires dénudées. Ruisseaux d'irrigation. Plantations près du village, le reste de la plaine est cultivé en blé ou laissé en friche." P.casertanum.

325 "Husseinâbâd. Localité du Poucht-é-Kouh, alt.1610 m. Dans une vallée entourée de montagnes calcaires au pied du Kébir-Kouh. Sol fertile, cultures, plantations, climat rigoureux très froid l'hiver." P.casertanum, P.dancei.

Le Poucht-é-Kouh est une longue chaîne de montagnes bordant la Mésopotamie sur la rive gauche du Tigre, avec des sommets de 3000 m. environ.

351 "Ser-âb-é-Kirmanchah. Source de la rivière qui traverse Kirmanchah et lui fournit l'eau. Pays stérile et calcaire. Vallon très fertile. Plantations, jardins, bois touffus. Climat analogue à celui de Kirmanchah, mais plus froid l'hiver (alt. 1720 m.)." P.annandalei, P.casertanum, P.dancei, P.subtruncatum.

515 Voir 203. P.annandalei, P.casertanum, P.dancei, P.subtruncatum. Localité type de P.dancei.

594 Voir 200. P.casertanum, P.dancei.

671 "Gahvarök. Localité des Baktyaris. Terres froides, alt.2000 m. environ. Ruisseau." P.casertanum.

793 "Tchéhar-Dooul. District montagneux du pas de Khalkhal au sud d'Ardabil, versant de Kiyl Ouzen. Sous-sol sédimentaire, montagnes dénudées. Climat iranien normal. Peu de végétation dans les ravins et les vallons." P.casertanum.

848 "Chirvan. Localité du Poucht-é-Kouh septentrional dans la vallée du Seïn-Mèrrè (alt.1110 m.). P.casertanum, P.dancei.

925 "Taharawa (Dinâver). Village du district de Dinâver situé à l'entrée du Défilé conduisant à Bisoutoun (alt. 1540 m.)." P.casertanum, P.dancei, P.subtruncatum.

946 "Vakmâbâd (alt. 2210 m.). Village situé à trois jours de Hamadan sur la route de Qazvin." P.casertanum.

972-980 "Dastgird. Village situé dans la vallée du Châh-Roud au nord de Qazvin, ville du Nord de la Perse à l'Ouest de Téhéran." P.casertanum.

1210 "Seng-é-Serèk (alt. 1820 m.). Lieu dit du District de Dilman près de la source du Chem-Rou (Ghilan)." P.casertanum.

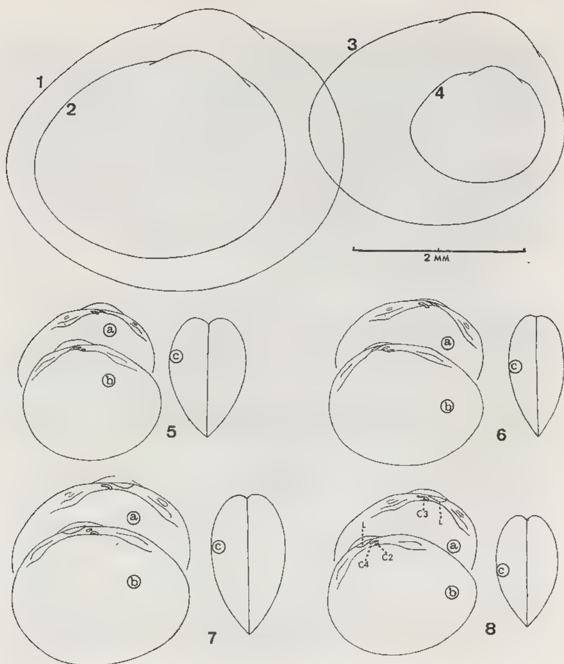
1650 "Kirdjawa, Azerbeidjan, alt. 1650 m., dans un ruisseau d'irrigation." P.casertanum.

1748 "Goulpaïgoun, entre Hamadan et Ispahan, sur le plateau. Au pied des montagnes du Louristan." P.casertanum, P.dancei.

2016 "Dastgird-é-Khial. Baktyari." P.annandalei, P.casertanum.

2307 "Mollah-Khané, route de Kamiérân à Dinâver, près de Kent-Dowleh, alt. 1550 m. Terrain volcanique." P.casertanum.

Etiquettes sans fiches correspondantes: "Ra Arawa H-61":P.casertanum,P.dancei, P.subtruncatum. - "Notarghe 54": P.casertanum,P.subtruncatum. - "Tchechma Ralehi Wourek 14":P.casertanum . - "Tourmeaneh 2637": P.annandalei, P.casertanum.



Figs.1-4, contour de la coquille adulte de quatre espèces de Pisidium provenant de la même localité (No.351) et montrant un haut degré de convergence. -Fig.1, casertanum. - Fig.2, subtruncatum. - Fig.3, dancei. - Fig.4, annandalei.
Figs.5-8, intérieur de la coquille de quatre espèces de Pisidium, a) valve droite, b) valve gauche, c) profil en travers. Pour faciliter la comparaison sont figurés des spécimens de taille à peu près égale. - Fig.5, annandalei, adulte. - Fig.6, dancei, juvénile. - Fig.7, casertanum, juvénile. - Fig.8, subtruncatum, juvénile; c2, c3 et c4, dents cardinales; L, fossette ligamentaire.

Pisidium annandalei Prashad (figs. 4 et 5).

Espèce asiatique dont l'aire de répartition s'étend, au sud de l'Himalaya, entre les Philippines et l'Archipel de Bismarck, à l'Est, et la Sicile, à l'Ouest. Elle ne vit pas au Nord de la région méditerranéenne ni en Afrique du Nord. En Asie antérieure, annandalei est maintenant connu en Turquie, en Syrie, en Israèl, en Jordanie. Fossile, cette espèce a été trouvée dans le Miocène supérieur et le Pliocène inférieur de la Turquie occidentale (Becker Platen & Kuiper 1979). En Iran, annandalei a été signalé auparavant sous le nom de P.vincentianum Woodward par Jules Favre (Forcart 1935, Kuiper 1962a), dans le Masendéran notamment. Dans la collection Morgan se trouve une vingtaine seulement d'individus provenant de six localités. Ce nombre relativement restreint est peut-être dû au fait que Morgan a généralement prospecté les cours d'eau plutôt que les sources.

Pisidium casertanum (Poli) (figs. 1 et 7).

Espèce cosmopolite, très variable dans les régions paléarctique et néarctique, moins dans les autres régions du globe. En Iran, elle a été signalée auparavant sous le nom de P.cedrorum Clessin par Franc (1949) et de cinereum Alder (syn. P.persicum Prashad) par Biggs (1957). P.casertanum est présent dans toutes les localités citées, parfois en séries nombreuses (198, 204, 305). Les dimensions maximales de la coquille varient d'une localité à l'autre et, dans les échantillons de Morgan, ne dépassent en général pas 5 mm. Des individus plus grands se trouvent dans les échantillons no. 2307 (longueur jusqu'à 5,7 mm) et no.1650 (jusqu'à 7,2 mm de long).

Pisidium dancei Kuiper (figs.3 et 6).

Espèce connue seulement au Kurdistan iranien et au Luristan, ainsi qu'au Kazakhstan en U.R.S.S. (Kuiper 1969). Selon Starobogatov (in litt. 2.2.1974), l'espèce de ce dernier secteur ne serait pas P.dancei, mais P.kungejense Butenko 1967, dont je n'ai pas encore eu l'occasion d'étudier des spécimens authentiques. En Iran, P.dancei a été recueilli dans 13 localités avec un nombre total de 220 individus. Dans 9 localités iraniennes, P.dancei et P.subtruncatum habitaient le même biotope. Extérieurement, ces deux espèces se distinguent à peine, tant leurs coquilles se ressemblent. Pour les identifier avec certitude, il faut séparer les deux valves pour étudier la charnière. Celle de P.dancei a la fossette ligamentaire "introvertie" (Kuiper 1962b), ce qui classe l'espèce dans le même sous-genre que P.annandalei, c'est à dire Odhneripisidium . En outre, il y a, bien sûr, des différences anatomiques nettes (nombre de lames branchiales et d'ouvertures siphonales). P.dancei et P.annandalei ont été recueillis associés dans cinq localités iraniennes.

Pisidium subtruncatum Malm (figs.3 et 8).

Espèce à répartition holarctique, très commune dans toute l'Europe, mais moins fréquente, semble-t-il, dans le secteur méridional. Elle vit également dans le

Nord de l'Afrique. Au Proche-Orient, P.subtruncatum est connu, vivant, en Turquie et en Syrie. Dans les récoltes de Morgan, elle apparait 9 fois avec un nombre total de 60 individus. L'espèce y est presque toujours accompagnée de P.casertanum et de P.dancei. La présence de P.subtruncatum en Iran est , au point de vue zoo-géographique, une surprise. Extérieurement, P.subtruncatum ressemble parfois à P.casertanum, d'une part, et à P.dancei, d'autre part. En cas de doute, l'examen de la charnière, notamment la situation de la fossette ligamentaire et celle des dents cardinales c2 et c4 dans la valve gauche, permet une identification sûre. Dans les séries iraniennes, la longueur de la coquille reste inférieure à 3 mm, à l'exception de la série no 925 qui comprend de grands spécimens allant jusqu'à 3,6 mm de long.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Becker Platen, J.D. & J.G.J.Kuiper, 1979. - Sphaeriiden (Mollusca, Lamellibranchia) aus dem Känozoikum der Türkei (Känozoikum und Braunkohlen der Türkei, 13). Geol.Jb. B33: 159-195.

Biggs, H.E.J.,1957. - Mollusca of the Iranian Plateau. J.of Conch. 20:342-350.

Forcart,L., 1935. - Die Mollusken der nordpersischen Provinz Masenderan und ihre tiergeographische Bedeutung. Arch.Naturgesch.,N.F.IV:404-447.

Franc,A., 1949. - Pélécypodes de Perse occidentale et des régions voisines d'après la collection J.de Morgan. J.Conchyliol., 89:239-247.

Germain,L., 1924. - Jacques Jean-Marie de Morgan (1857-1924). Notice nécrologique. Bull. Mus. Hist.Nat.Paris 30: 437-440.

Kuiper, J.G.J., 1962a. - Etude critique de Pisidium vincentianum.- Bull.Inst.R.Sci. Nat.Belg. 38:1-29.

- - 1962b. - Note sur la systématique des Pisidies. J.Conchyliol. 102:53-57.

- - 1969. - Pisidien aus Kasakstan, Sibirien. Arch.Moll.99:49-53.

Morgan, J.de ,1910. - Etudes sur la Faune terrestre et fluviatile de l'Asie Antérieure. I.Cyclophoridae, Cyclostomidae, Auriculidae. Bull.Dél.Perse 1910: 1-55.

HALIOTIS, 11, 1981
p. 129 à 137

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA BIOLOGIE ET DE LA CROISSANCE DES ESCARGOTS COMMERCIALISES EN GRECE: *EOBANIA VERMICULATA* (MULLER) ET *HELIX ASPERSA MULLER*

par

LAZARIDOU-DIMITRIADOU M. et KATTOULAS M.E.
Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences,
Université de Thessalonique, Grèce.

A CONTRIBUTION TO THE STUDY OF BIOLOGY AND GROWTH OF TWO COMMERCIALIZED SPECIES OF SNAILS: *EOBANIA VERMICULATA* (MULLER) AND *HELIX ASPERSA* MULLER.

ABSTRACT

In this paper are examined the biology and relative growth of two species of snails: *Eobania vermiculata* (Müller) and *Helix aspersa* Müller, which are commercialized, prepared and exported from Greece and thus their populations are threatened by extinction. Snails of both species lay their eggs during autumn. *E. vermiculata* is mature when the great diameter of its shell (D) is greater than 25 mm; among snails with D>25 mm the umbilicus disappears and generally the peristome is turned up. *H. aspersa* matures when D>30 mm. It is also examined the relative growth of the great diameter of the shell in relation to the diameter of its peristome and it is found a different relative growth rate between young and adult individuals in both species. Finally, some restrictions are proposed as to the collecting periods and the sizes of the snails that must be collected in order to prevent the decline of the natural stocks of these two species.
(key words: pulmonata, gastropoda, snail, *Eobania vermiculata, Helix aspersa)*

RESUMÉ

Le but de cet article est de donner quelques restrictions concernant la période du ramassage ainsi que la taille à laquelle peuvent être ramassés les gastéropodes pulmonés: *Eobania vermiculata* (Müller) et *Helix aspersa* Müller afin d' éviter l' affaiblissement voire la disparition des stocks naturels de ces escargots. Dans ce but, une étude sur la biologie et la croissance de ces espèces est entreprise. Les deux espèces pondent pendant la période d' automne. *E. vermiculata* est mature quand le grand diamètre (D) de sa coquille atteint 25 mm; à partir de cette taille l' ombilic de la coquille disparait et en général, son bord est réfléchi. *H. aspersa* est mature quand D>30 mm. En ce qui concerne la croissance relative du grand diamètre de la coquille par rapport au diamètre de son péristome il existe une différence entre ce taux de croissance relative des jeunes et celui des adultes pour les deux espèces considérées.
(mots-clés: pulmoné, gastéropode, escargot, *Eobania vermiculata, Helix aspersa*).

INTRODUCTION

En Grèce, il existe plusieurs espèces comestibles comme *Eobania vermiculata* (Müller) se trouvant en général sur le long du littoral grec et sur les iles, *Helix lucorum* L. vivant principalement dans le nord, *Helix pomatia* L. dans le nord est, *Helix aspersa* Müller surtout sur l' ile de Crête et dans le sud, *Helix melanostoma* Drap. provenant en général du sud, *Helix cincta* Müller, *Euparypha pisana* (Müller), etc... En raison de l' exportation importante des espèces les plus commercialisables: *H. aspersa, H. lucorum, E. vermiculata* et *H. pomatia*, le ramassage non réglementé pourrait affaiblir voire faire disparaître des stocks naturels d' escargots. Pour cette raison, il apparait nécessaire d' étudier la biologie, l' éthologie et la croissance de ces espèces en Grèce malgré les

données bibliographiques qui existent dans ce domaine dans les autres pays, pour qu' on puisse restreindre la période du ramassage et la taille des animaux ramassés, ou même délimiter des "zones de repeuplement" dans lesquelles le ramassage serait interdit pendant x années selon l' espèce. Enfin, ayant une connaissance plus approfondie de chaque espèce nous pourrons contribuer à l' étude d' un élevage productif ou même d' un élevage d' une façon semi-naturelle (CHEVALLIER, 1974).

Depuis 1978, nous avons commencé à suivre, d' une part la croissance et la biologie des espèces, *E. vermiculata, H. aspersa, H. lucorum* et *H. pomatia* (sous des conditions contrôlées et sous des installations semi-naturelles) et, d' autre part, leur dynamique de populations dans la nature. Dans cet article nous donnons les résultats concernant le cycle biologique dans la nature en corrélation avec nos données aux conditions semi-naturelles ainsi que la croissance relative du grand diamètre de la coquille (D) par rapport au diamètre du péristome (d) chez *E. vermiculata* et *H. aspersa.*

Le cycle de développement chez *Eobania vermiculata* (Müller).

L' étude de la dynamique de population de *E. vermiculata* depuis avril 1979 ainsi que l' étude de la maturité sexuelle des individus selon l' accroissement du grand diamètre de leur coquille nous permettent de dresser les principales caractéristiques du cycle de développement de ce Pulmoné.

Les individus de *E. vermiculata* vivent environ deux ans. Les animaux d' un an ont un grand diamètre de 18 mm environ (fig. 1). Ils sont matures* après un an et demi quand leur D>23 mm (fig. 1). La coquille des sujets dont leur D<20 mm a un ombilic. A partir de ce diamètre l' ombilic se couvre graduellement et il est totalement recouvert quand le D>25 mm. De plus, en général, les escargots avec un D>25 mm ont leur coquille bordée. C' est-à-dire que les individus sans ombilic ou sans ombilic et avec le péristome réfléchi sont sexuellement matures.

L' accouplement est observé avec les premières pluies automnales à condition qu' elles soient plus ou moins continuelles. La ponte a lieu 20 jours après l' accouplement. Les adultes qui ont pondu, meurent en général en 2 mois après la ponte mais l' étude écologique montre qu' il existe des animaux adultes qui vivent encore un an. C' est-à-dire, trois ans en tout (fig. 1). Le plus grand diamètre mesuré sur le terrain était égal à 33 mm.

Les animaux de *E. vermiculata* pondent 70,4 ± 2,0 oeufs (la moyenne d' oeufs provenant de 5 pontes ± l' erreur standard au seuil de 68%). Le diamètre moyen des oeufs, qui sont plus ou moins ronds, provenant de 3 pontes est égal à 2,71 ± 0,51 mm. L' éclosion a lieu 20 jours environ après la ponte. Le grand diamètre moyen de la coquille des 50 nouveaux-nés provenant de 3 pontes est de 1,12 ± 0,16 mm.

Pendant l' hiver, les adultes sécrètent un à trois épiphragmes membraneux et ils s'

---

* On considère que l' appareil génital est bien développé quand: a) l' oviducte a un renflement glandulaire, b) le dard est bien formé, c) la glande à albumine est turgescente et d) dans les coupes histologiques de la gonade existent au moins des spermatides évolués à part les ovocytes immatures.

enfouissent dans le sol à une profondeur de 3 à 5 cm. Il semble que les jeunes individus n' hibernent pas réelement pendant l' hiver en secrétant un épiphragme mais qu' ils se protègent sous des feuilles des plantes basses, sous des pièrres ou des objets de n' importe quelle sorte. Cependant ils ne grandissent qu' à partir de février. Pendant l' été, les adultes estivent pendant les mois les plus chauds et quant aux jeunes ils n'estivent pas réelement; ils se protègent sous des feuilles, des pierres ou des bouts de bois ou en montant sur le haut des plantes à l' ombre.

Généralement ils montrent une croissance très rapide pendant les mois de printemps (fig. 1). L' automne, malgré ses conditions relativement favorables, ne semble pas favoriser la croissance des escargots, peut-être à cause de ses températures qui baissent rapidement ou du fait que les escargots font des réserves de nourriture pour l' hiver (fig. 1).

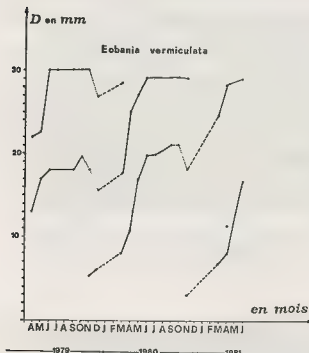


Figure 1.
Progression modale de la population d' *Eobania vermiculata* sur un cordon prairiale à Thessalonique pendant la période avril 1979-avril 1981. (Où D: le grand diamètre de sa coquille, •········•: morts, •- - - -•: la période d' hiver pendant laquelle nous n' avons pas échantillonné).

Evolution morphométrique de la coquille de *Eobania vermiculata*.

Par expérience, nous admettons que le critère morphométrique le plus fiable, spécialement pour les hélicidés qui sont experimentés dans la nature, est le grand diamètre de la coquille (D). De plus, nous avons trouvé qu' il existe une très bonne corrélation entre le grand diamètre de la coquille (D) et le diamètre de l' ouverture du péristome (d) ($r = 0,931$ pour $N = 1085$); ce phénomène est observé chez d' autres hélicidés comme chez *Helix aspersa* (CHARRIER et DAGUZAN, 1978), *Euparypha pisana* (LAZARIDOU-DIMITRIADOU, 1978), *Helicella conspurcata* (LAZARIDOU-DIMITRIADOU, 1980).

Pour l' étude de la croissance relative nous utilisons comme critères les D et d et

nous appliquons la loi d' allométrie simple de HUXLEY et TEISSIER (1936). Cette loi est exprimée par la relation $y = bx^a$ où y: le D, x: le d, a et b: constantes. Afin d' obtenir une droite nous transformons cette loi arithmétique en loi logarithmique, d' où: logD = alogd + logb. Cette droite ainsi obtenue, ou axe majeur réduit, a une pente (a) qui représente le taux de croissance relative du grand diamètre de la coquille par rapport au diamètre de son ouverture.

Les mesures de D et d sont effectuées, chez tous les escargots lors de chaque prélèvement mensuel, avec un pied-à-coulisse au 1/20ème de millimètre.

L' étude biométrique de toutes les générations de *E. vermiculata* qui coexistaient dans la nature (cordon prairial près de Thessalonique) depuis avril 1979 montre que pour l' ensemble de la population, il existe presque une légère allométrie majorante (a=1,089) (Tableau I).

Afin de voir si le taux de croissance relative de D par rapport à d est le même chez les individus d' âges différents, nous avons séparé les animaux, en jeunes (D< 18 mm et avec un ombilic), en "adultes" immatures (18 < D < 24 mm avec un ombilic plus ou moins couvert) et en adultes matures (D > 24 mm, sans ombilic). En considérant séparément cettes classes d' âge, on constate que les jeunes individus montrent une isométrie ou bien une allométrie legèrement négative (a = 0,996) (Tableau I), tandis que les adultes immatures et matures présentent une allométrie négative (a = 0,803 et a = 0,647 respectivement). De plus, les valeurs obtenues pour les écart-types de logD et logd sont beaucoup plus élevées chez les jeunes que chez les adultes où les différences individuelles sont plus faibles (tableau I), phénomène observé chez *Euparypha pisana* (LAZARIDOU-DIMITRIADOU,1978) et *Helix aspersa* (CHARRIER et DAGUZAN, 1978).

La différence entre les pentes des axes majeurs réduits des jeunes et des adultes immatures est statistiquement significative (au seuil de 99%) selon l' analyse de cova-

TABLEAU I

Principaux paramètres de la croissance relative du grand diamètre de la coquille (D) par rapport au diamètre de son ouverture (d) chez *Eobania vermiculata* (en coordonnées logarithmiques). (Où a: la pente de l' axe majeur réduit, b: une constante correspondante à l' ordonnée à l' origine, r: coefficient de corrélation, σ: l' ecart-type au seuil de 68%, $\overline{logD}$ et $\overline{logd}$: les moyennes de ΣlogD et Σlogd, N: l' effectif).

Paramètres	Population globale	Jeunes D < 18 mm	"Adultes" immatures 18 < D < 24 mm	Adultes matures D > 24 mm
$a \pm \sigma_a$	1,089 ± 0,006	0,996 ± 0,005	0,803 ± 0,039	0,647 ± 0,026
$logb \pm \sigma_{logb}$	0,142 ± 0,006	0,201 ± 0,004	0,418 ± 0,043	0,703 ± 0,030
r	0,984	0,992	0,691	0,709
$(\overline{logD}) \pm \sigma_{\overline{logD}}$	1,171 ± 0,271	0,964 ± 0,225	1,316 ± 0,035	1,442 ± 0,031
$(\overline{logd} \pm \sigma_{\overline{logd}}$	0,945 ± 0,245	0,766 ± 0,224	1,119 ± 0,030	1,144 ± 0,034
N	1085	555	228	302

riance (SNEDECOR et COCHRAN, 1976) et la méthode de MAYRAT (1965). Si l' on trace sur une même graphique les deux droites d' allométrie, on note l' existence d' un point de changement de pente qui correspond à logD = 1,321 → D = 20,93 mm et logd = 1,124 → d = = 13,30 mm (fig. 2). Ce point correspond au diamètre à partir duquel en général l' ombilic commence à se couvrir. Ce recouvrement de l' ombilic est suivi par un changement de la forme de l' ouverture du péristome. Chez les individus dont D < 20 mm l' ouverture a une forme elliptique avec le grand diamètre de cet ellipse perpendiculaire à la columelle ensuite l' ouverture commence à s' arrondir et chez les adultes matures elle a une forme elliptique avec son grand diamètre parallèle à la collumelle. Ce changement est constaté par l' étude biométrique de la croissance relative de D par rapport à d où le coefficient de corrélation a la valeur la plus basse chez les adultes immatures où l'ombilic se couvre graduellement (tableau I).

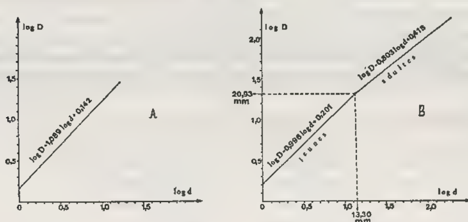


Figure 2. Croissance relative du grand diamètre de la coquille (D) par rapport au diamètre du péristome (d) chez *Eobania vermiculata* (en coordonnées logarithmiques) A) Toute la population, B) Graphique récapitulatif comprenant la croissance relative du D par rapport au d chez les jeunes et les adultes immatures.

Le cycle de développement chez *Helix aspersa*.

L' étude de la biologie et de la croissance des individus chez *H. aspersa* sous des conditions semi-naturelles ainsi que nos observations et nos mesures effectuées sur cette espèce dans son biotope naturel à Saint Vasilios de Crête (ce biotope ne semble pas être soumis à l' activité humaine bien qu' il soit tout près du village) nous permettent de dresser les principales caractéristiques du cycle de développement de ce pulmoné.

Les individus de *H. aspersa* vivent 3 ans et plus selon les conditions qui dominent sur un biotope et les différences physiologiques qui apparaissent chez les individus d' une même population. Au laboratoire, nous avons des animaux sauvages récoltés dans la nature, qui sont adultes depuis 1978. Généralement, en un an le grand diamètre de la co-

quille, chez *H. aspersa*, atteint ~20 mm (fig. 3); ils sont matures en deux ans quand leur D dépasse 30 mm (pour la maturité sexuelle voir l' astérisque de la page). Les individus de 30 mm sont prêts à s' accoupler et puis à pondre si les conditions climatiques sont favorables. La majorité des animaux matures ont le bord de leur coquille réfléchi.

Généralement les adultes pondent fin août-début septembre avec les premières pluies automnales. Ils pondent 95,8 ± 3,2 oeufs (la moyenne d' oeufs de 3 pontes ± l' erreur standard au seuil de 68%, mesures effectuées sous des conditions semi-naturelles). L' éclosion a lieu une quinzaine de jours après la ponte et la coquille des nouveaux-nés a un grand diamètre de 1,70 ± 0,00 mm (la moyenne de 50, nouveaux-nés provenant de 3 pontes). La plupart des adultes qui pondent meurent deux ou trois mois après, mais il y a d' autres qui vivent un ou deux ans de plus (observations faites sous des conditions semi-naturelles). Le grand diamètre maximal qui a été mesuré sur le terrain était égal à 40 mm*. Quant à l' hibernation et l' estivation, les jeunes et les adultes chez *H. aspersa* réagissent comme ceux de *E. vermiculata*. En ce qui concerne la croissance, on remarque que sous des conditions semi-naturelles la vitesse de croissance la plus importante apparaît pendant l' automne (fig. 3); fait qui n' est pas en accord avec les observations faites dans le biotope même, d' une part chez *H. aspersa* au sud de Californie (POTTS, 1975) et, d' autre part chez d' autres Hélicidés comme *E. vermiculata*, *Cernuella*

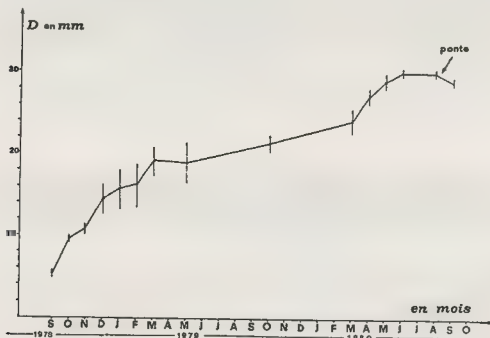


Figure 3. L' accroissement du grand diamètre de la coquille chez *Helix aspersa* sous des conditions semi-naturelles au cours de la période septembre 1978 - octobre 1980 (Les barres représentent les écart-types des moyennes du D des 50 animaux).

* Il semble que cette espèce appartienne à *Helix aspersa aspersa* selon CHEVALLIER (1980).

virgata et *Helicella arenosa* (LAZARIDOU-DIMITRIADOU, 1981) probablement à cause des conditions seminaturelles.

L' étude de la croissance relative chez *Helix aspersa*.

Chez les individus de *H. aspersa* il y a aussi une très bonne corrélation entre le D et le d ($r = 0,951$; $N = 590$). Pour l' étude de la croissance relative nous utilisons comme critères morphométriques les D et d (qui ont été mesurés sur le terrain) et nous appliquons la loi d' allométrie simple de HUXLEY et TEISSIER (1936).

L' étude biométrique pour l' ensemble de la population de *H. aspersa* montre qu' il existe presque une légère allométrie minorante ($a = 0,951$) (tableau II). Si on considère séparement* les animaux d' un an et ceux de plus d' un an, on constate que les premiers montrent une allométrie légèrement minorante ($a = 0,938$) et les seconds une allométrie minorante ($a = 0,614$) (tableau II). De plus, les valeurs obtenues pour les écart-types de $\overline{\log D}$ et $\overline{\log d}$ sont beaucoup plus élevées chez les premiers que chez les seconds comme chez *E. vermiculata*.

TABLEAU II

Principaux paramètres de la croissance relative du grand diamètre de la coquille (D) par rapport au diamètre du péristome (d) chez *Helix aspersa* (en coordonnées logarithmiques). (Où a: la pente del' axe majeur réduit, b : une constante , r: coefficient de corrélation, σ: l' ecart-type au seuil de 68%, $\overline{\log D}$ et $\overline{\log d}$: les moyennes de ΣlogD et Σlogd, N: l' effectif).

Paramètres	Population globale	Animaux d' un an D < 24 mm	Animaux d' un an et plus. D > 24 mm
$a \pm \sigma_a$	0,951 ± 0,007	0,938 ± 0,006	0,614 ± 0,080
$\log b \pm \sigma_{\log b}$	0,188 ± 0,007	0,200 ± 0,006	0,637 ± 0,102
r	0,988	0,988	0,559
$(\overline{\log D}) \pm \sigma_{\overline{\log D}}$	1,151 ± 0,181	1,130 ± 0,171	1,414 ± 0,031
$(\overline{\log d}) \pm \sigma_{\overline{\log d}}$	1,012 ± 0,188	0,992 ± 0,180	1,266 ± 0,028
N	590	548	42

La différence entre les pentes des axes majeurs réduits des jeunes et des adultes est statistiquement significative (au seuil de 99%) selon l' analyse de covariance (SNEDECOR et COCHRAN, 1976) et la méthode de MAYRAT (1965). Si l'on trace les deux droites sur le même graphique on note qu' il existe un point de changement de pente qui correspond à $\log D = 1,465 \rightarrow D = 29,18$ mm et à $\log d = 1,349 \rightarrow d = 22,32$ mm. Ce point, comme nous l' avons dit plus haut, correspond à la maturité sexuelle de cette espèce (fig. 4).

* Pour séparer les individus en jeunes et en "adultes" nous sommes basés sur la figure 3, et nous prenons les animaux d' à peu près un an (D < 24 mm) et ceux qui avaient plus d' un an (D > 24 mm).

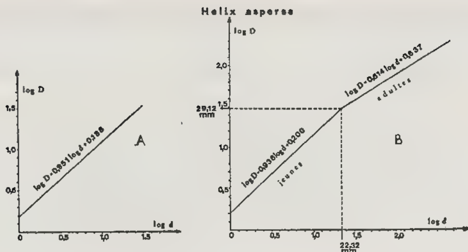


Figure 4. Croissance relative du grand diamètre de la coquille (D) par rapport au diamètre du péristome (d) chez *Helix aspersa* (en coordonnées logarithmiques). A) Toute la population; B) Graphique récapitulatif comprenant la croissance relative du D par rapport au d chez les jeunes et les adultes.

CONCLUSION

En nous basant sur cette étude, très récemment en Grèce, on a adopté une reglementation où on interdit le ramassage des escargots du genre *Helix* (excepté *Helix pomatia)* et *Eobania* du 1er juillet au 31 janvier. Dans cette règlementation on prévoit l' arrêt complet du ramassage dans une région ou dans toute la Grèce au cas où une diminution d' une espèce ou de plusieurs espèces serait remarquée.

Il ne reste que par des règlementations municipales à préciser la taille minimale qui peut être ramassée (pour *Eobania vermiculata*: D > 25 mm et pour *Helix aspersa*: D > 30 mm) afin d' éviter la disparition de ces espèces.

BIBLIOGRAPHIE

CHARRIER, M., et J., DAGUZAN, 1978, "Etude de la croissance de l' escargot "petit gris" *Helix aspersa* Müller (Mollusque, Gastéropode, Pulmoné)", Haliotis, 9 (1): 15-18.

CHEVALLIER, H., 1974, "Répartition en France et importance économique de l' escargot de bourgogne, *Helix pomatia* Linné", Haliotis, 3: 177-183.

" , 1980, "Des escargots du genre *Helix* commercialisés en France", Haliotis, 10 (1): 11-23.

HUXLEY, J.S. et TEISSIER, G., 1936, "Terminologie et notation dans la description de la croissance relative", C.R.Soc.Biol., 121: 934-936.

LAZARIDOU-DIMITRIADOU, M., 1978, "Contribution à l' écophysiologie d' un gastéropode Pulmoné dunicole: *Euparypha pisana* (Müller) du littoral armoricain", Thèse 3ème cycle, Université de Rennes.

" , 1980, "Contribution à l' étude de la croissance de l' escargot *Helicella (Xerotricha) conspurcata* Drap. (Mollusque, Gastéropode, Pulmoné)", Haliotis, 10 (2): 86.

" , 1981, "Contribution à l' étude biologique et écologique des escargots *Cernuella virgata* (Da Costa) et *Helicella (Xeropicta) arenosa* Ziegler (Gastéropodes, Pulmonés) vivant sur les microdunes de Potidea, Chalkidiki (Grèce)", sous presse.

MAYRAT, A., 1965, "Calcul et comparaison de droites d' allométrie de croissance", C.R.

Soc. Biol., 159: 2139-2143.
POTTS, D.C., 1975, "Persistence and extinction of local populations of the garden snail *Helix aspersa* in unfavorable environments", Oecologie (Berl.), 21: 313-334.
SNEDECOR, G.M. & COCHRAN, W.G., 1976, "Statistical methods", The Iowa State University Press.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le ministère d' Agriculture de Grèce de nous avoir accordé une aide financière afin d' étudier les cycles biologiques des escargots commestibles de Grèce ainsi que les possibilités de faire leur élevage productif.

HALIOTIS, 11, 1981.
p. 139 à 155

LES METHODES EXPERIMENTALES INDUISANT LA PONTE CHEZ LES MOLLUSQUES BIVALVES MARINS

par

Marcel LE PENNEC

Faculté des Sciences et Techniques, Laboratoire de Zoologie, Aquaculture et Pollutions marines, 29283 BREST Cédex.

ABSTRACT :

Several methods are capable of inducing spawning in bivalve molluscs. The significant experiments led in this area since the begining of this century are summarized in a table. Results are depending on the methods used and the species selected. Better knowledge of the complete maturation of ovocytes could be the key to provide us with a better control of spawning induction.

RESUME :

De nombreuses méthodes permettent d'induire la ponte chez les mollusques bivalves. Les principales expériences entreprises dans ce domaine depuis le début du siècle sont résumées dans un tableau. Les résultats obtenus sont très variables selon les méthodes et les espèces choisies. La caractérisation du degré de maturité des ovocytes constitue un problème majeur pour l'expérimentateur.

INTRODUCTION :

L'origine de la conchyliculture est fort lointaine, mais il est classique de l'attribuer aux Romains. En revanche, la conchyliculture expérimentale, correspondant à tout élevage de Mollusques établi sur des bases scientifiques, date d'un passé plus récent.

Les premières tentatives visant à élever les larves de Mollusques bivalves sont dues à BROOKS (1880), BOUCHON-BRANDELY (1882), RYDER (1883) et WINSLOW (1884), mais faute de nourriture et de soins appropriés, leurs élevages larvaires périclitèrent au bout de quelques jours. Il fallut attendre le début du 20ème siècle pour obtenir les premières métamorphoses de larves de Bivalves, *Crassostrea virginica* par PRITHERCH (1924), *Crassostrea virginica* et *Mercenaria mercenaria* par WELLS (1927). Quelques années plus tard, au Japon, MIYAZAKI (1935, 1938) réussissait l'élevage expérimental de plusieurs espèces, mais dans des conditions mal définies.

Tous ces succès épisodiques, plus ou moins fructueux, ne donnèrent pas lieu à une véritable conchyliculture expérimentale. Celle-ci voit enfin le jour vers 1950, presque simultanément dans deux pays, les U.S.A. et le Japon. Aux Etats-Unis, deux noms y sont particulièrement attachés : LOOSANOFF et DAVIS, du Laboratoire de Milford (Connecticut). C'est à ces deux chercheurs que l'on doit la mise au point, dès 1946-1947, de méthodes reproductibles permettant l'élevage en eau de mer stérile de plusieurs espèces de Bivalves. En revanche, au Japon, c'est en milieu marin, dans l'estuaire de Mohne Inlet (Sendaï) que IMAI et al. (1950) réussirent l'élevage de plusieurs Mollusques bivalves et gastéropodes ayant un intérêt commercial.

Dans la seconde moitié du 20ème siècle, les élevages expérimentaux vont s'intensifier et se diversifier dans de nombreux pays dont le Japon (YAMAMOTO, 1950, 1955 ; IWATA, 1951), la Grande Bretagne (WALNE, 1956 ; GRUFFYDD et BEAUMONT, 1972), les U.S.A. (LOOSANOFF et DAVIS, 1963 ; SASTRY, 1965 ; CHANLEY et ANDREWS, 1971), la France (LE PENNEC, 1970, 1978 ; LUCAIN et MARTIN, 1974 ; MASSON, 1975), la Nouvelle Zélande (DINAMANI, 1974), l'Australie (DIX et SJARDIN, 1975 ; DIX, 1976)...

Ces expériences de laboratoire, à l'origine de type fondamental, ont aussi un intérêt économique certain car elles débouchent plus ou moins directement sur la conchyliculture industrielle. Cependant, jusqu'à présent, seul un faible nombre d'espèces a fait l'objet d'élevages en écloseries commerciales. En dehors des considérations financières que cela implique, le cycle complet d'élevage de la plupart des bivalves nécessite une bonne connaissance de nombreux problèmes d'ordre technologique et surtout biologique. Parmi les problèmes biologiques l'induction de l'émission des gamètes est une étape fondamentale qui pose de nombreuses interrogations non encore résolues.

I. MATURATION DES GENITEURS

Les principales étapes caractérisant un élevage de Mollusques peuvent être schématisées de la manière suivante :

- maturation des géniteurs - libération des gamètes - fécondation - développement larvaire - métamorphose - de la postlarve à l'adulte.

La maturation des géniteurs est une étape fondamentale qui conditionne le déroulement ultérieur de l'élevage. C'est en effet de l'état de maturité des gamètes que dépend la réussite de la fécondation et l'obtention d'un fort pourcentage de larves viables.

Dans le milieu naturel la maturation se fait cycliquement selon les saisons, mais elle peut être également réalisée au laboratoire, à n'importe quel moment de l'année en "conditionnant" les bivalves adultes.

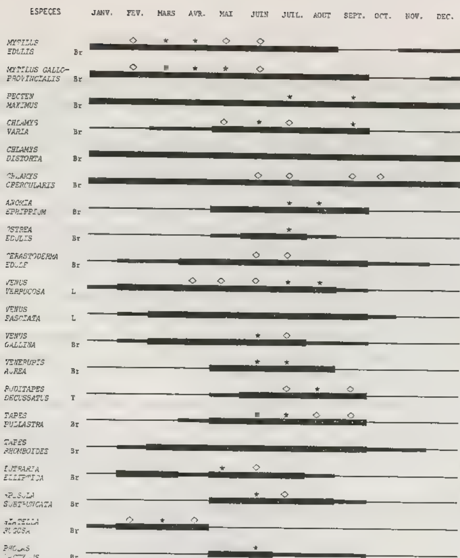
1) Maturation naturelle

Des récentes études ont montré que le cycle de reproduction des Invertébrés marins est sous la dépendance de nombreux facteurs exogènes : température, salinité, lumière, nourriture, et endogènes : propres à chaque individu composant la population (SASTRY, 1970a, 1975b ; GIESE et PEARSE, 1974, LUBET, 1980).

Selon GIMAZANE (1972) il y aurait "un contrôle interne du cycle sexuel par une véritable "horloge biologique" dont la rythmicité serait vraisemblablement sous la dépendance du système neuro-endocrinien".

Pour SASTRY (1970b, 1975) une activité neuro-endocrinienne joue un rôle significatif dans la coordination des différents processus physiologiques qui aboutissent à la maturation des gonades et à la libération des gamètes, en réponse aux changements de conditions du milieu. Pour cet auteur (SASTRY, 1970a), le cycle de reproduction des espèces est une réponse génétiquement contrôlée à l'environnement.

Enfin LUBET (1980), à la suite d'expériences diverses (ablations, greffes, cultures d'organes) analyse l'action des facteurs internes sur les phénomènes de reproduction. Il



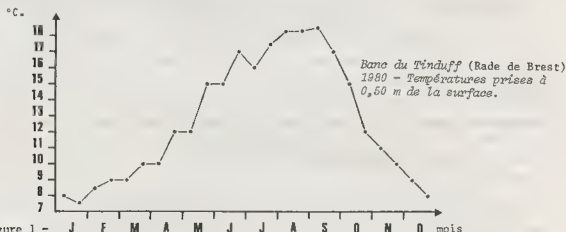


Figure 1 - Calendrier de maturité et évolution annuelle de la température de l'eau de mer (d'après LE PENNEC, 1978, modifié).

— A, B, C : stades de maturité selon l'échelle de LUCAS (1965)

★ Emission naturelle et massive des gamètes

◇ Emission naturelle des gamètes de quelques individus

Br: Rade de Brest (Finistère); L: Locmariaquer (Morbihan); T: Térénez (Finistère).

considère que l'ensemble de ces phénomènes est sous le contrôle de neurohormones des ganglions nerveux et notamment des cellules neurosécrétrices de type a_1 des ganglions cérébropleuraux.

L'étude des cycles de reproduction montre que la période de maturité des glandes sexuelles varie d'une espèce à l'autre. Cependant, dans nos régions tempérées, l'été constitue pour la plupart des bivalves un moment favorable pour la reproduction (Fig. I). Généralement, une période d'inactivité survient pendant les mois d'hiver au cours desquels la gamétogenèse peut se sérouler lentement. Le tissu de réserve présente un développement cyclique qui alterne avec celui des gonades, accumulant des métabolites (glycogène) qui sont progressivement libérés au cours du cycle sexuel permettant de couvrir les dépenses énergétiques (GABBOTT, 1975, SHAFEE, 1980) et la synthèse de lipides (LUBET, 1959, LUBET et al., 1976-1978).

Les cycles sexuels de bivalves peuvent se classer selon trois modèles principaux (Fig.1) :

a) La gamétogenèse débute lorsque la température de l'eau de mer s'élève au printemps (mars-avril). La maturation s'effectue pendant la fin du mois de mai et durant juin, puis l'émission naturelle des gamètes a lieu en juin et juillet.

Lorsque les conditions climatiques sont favorables, un second cycle gamétogénétique débute en août-septembre et une deuxième libération des gamètes survient en octobre-novembre quand la température de l'eau décroît rapidement. Exemple, en Bretagne, les Veneridae (*Ruditapes decussatus, Verenupis aurea, Venerupis pullastra*), les Anomiidae (*Anomia ephippium*), les Pholadidae (*Pholas dactylus*).

b) Inversement au cours de la période estivale et automnale, on note la présence de produits résiduels. Le cycle repart en hiver quand la température de l'eau est la plus basse. La pleine maturité est atteinte en février, mars et avril et l'émission naturelle des gamètes a lieu au cours de ces mois. C'est le cas en Bretagne pour une faible nombre de Bivalves dont les Hiatellidae (*Hiatella rugosa*) et les Gastrochaenidae (*Gastrochaenia dubia*).

c) La gonade possède des gamètes mûrs tout au long de l'année, mais la reproduction est estivale et automnale, l'émission des gamètes se faisant par vagues successives étalées de juin-juillet à septembre-octobre. La vidange de la gonade est suivie d'une courte période de repos sexuel, généralement inférieure à 1 mois, puis le cycle repart. C'est le cas des Pectinidae (*Chlamys opercularis, Chlamys distorta, Chlamys tigerina, Pecten maximus*) en rade de Brest.

2) Maturation expérimentale.

De nombreuses expériences ont montré qu'une élévation permanente de la température de 8°C (température hivernale de l'eau de mer) à 20°C (température estivale au moment de la maturité), combinée avec une ration alimentaire élevée permet la reprise, ou la poursuite, du cycle sexuel (LOOSANOFF et DAVIS, 1963 ; SASTRY, 1963, 1968 ; GIMAZANE, 1972 ; GIESE et PEARSE, 1979). Cette méthode, simple dans son principe, permet d'obtenir la pleine maturité de n'importe quelle espèce de bivalves côtiers.

Il faut cependant rappeler qu'en pratique, le degré de maturité de la gonade est apprécié par une observation macroscopique et (ou) histologique, mais que de nombreuses expériences montrent l'insuffisance de ces méthodes. En effet, des gamètes apparemment matures ne donnent qu'un faible pourcentage d'oeufs fécondés. La mise au point de tests biochimiques

y compris enzymologiques devraient permettre une meilleure caractérisation de la maturité des gamètes, principalement des ovocytes.

II. METHODES EXPERIMENTALES PROVOQUANT L'EMISSION DES GAMETES.

L'émission des gamètes qui intervient selon un cycle saisonnier dans la nature peut être provoquée au laboratoire par divers procédés. Le tableau 1 ci-après donne la liste des principales expériences effectuées depuis le début du siècle.

Selon le procédé employé, les références sont présentées dans un ordre chronologique. Les variations de température utilisées par les expérimentateurs ne sont pas toujours données dans les publications, ni les concentrations de KCl, NH_4OH, NaOH, H_2O_2 et Mn_4OH. Le signe + indique que les temps de réponse des géniteurs après stimulations ne sont pas connus, mais que la fécondation a eu lieu et que des larves ont été obtenues, le signe - , qu'il n'y a pas eu (ou peu) de gamètes libérés.

Abréviations : T : température de l'eau des récipients (béchers, cristallisoirs, bols...) contenant les géniteurs ; h : heure ; ' minute ; mWh : milliwatt/heure.

TABLEAU I : METHODES EXPERIMENTALES PROVOQUANT L'EMISSION DES GAMETES.

A. CHOCS PHYSIQUES

1. Variations de température

a) Variations non précisées.

PRYTCHERCH (1924), *Crassostrea viginica* (Ostreidae), +
WEELS (1927), *Crassostrea viginica* (Ostreidae), *Mercenaria mercenaria* (Veneridae), +
LOOSANOFF (1937), *Venus mercenaria* (Veneridae), +
KAN-NO (1962), *Anadara broughtonii* (Arcidae), +
D'ASARO (1967), *Chione cancellata* (Veneridae), -
CHANLEY (1969), *Donax variabilis* (Donacidae), -
CALABRESE (1969), *Mulinia lateralis* (Mactridae), +
GRUFFYDD et BEAUMONT (1970), *Pecten maximus* (Pectinidae). Emersion puis élévation de T, +
KINGSTON (1974), *Cardium edule* et *Cardium glaucum* (Cardiidae), +
TAN (1975), *Mytilus viridis* (Mytilidae). Libération des gamètes en moins de 6 h.
DIX (1976), *Equichlamys bifrons* (Pectinidae), +

b) Variations précisées.

IMAI (1960), *Anadara broughtonii* (Arcidae), *Crassostrea gigas* et *C. virginica* (Ostreidae), *Patinopecten yessoensis* (Pectinidae), de 5° à 15°C , +
SASTRY (1963), *Aequipecten irradians* (Pectinidae) de 23° à 30°C puis diminution progressive, +
BAYNE (1965), *Mytilus edulis* (Mytilidae).Elévation de 7 à 13°C pendant 25 à 30 jours, +
CHANLEY et CASTAGNA (1966), *Lyonsia hyalina* (Lyonsidae),de 24 à 25°C, +
IMAI (1967), *Crassostrea gigas* (Ostreidae) et *Pecten yessoensis* (Pectinidae) de 9 à 15°C, +
CHANLEY (1969), *Brachidontes recurvus* (Mytilidae) entre 20 et 32°C, émission des gamètes en moins d'une heure.
LE PENNEC (1970), *Venus striatula, V. verrucosa, V. fasciata, Venerupis pullastra* et *V. aurea* (Veneridae). Variations répétées de T de 11° à 25°C et retour rapide à 11°C , +
BREESE et PHIBBS (1970), *Saxidomus giganteus* (Veneridae), géniteurs dans l'eau de mer stagnante à 16-18°C pendant 7 à 14 jours puis transfert dans l'eau de mer courante à 21°C. Gamètes ♂ et ♀ en moins de 8 h.
LOUGH et GONOR (1971), *Adula californiensis* (Mytilidae). Elevation de T jusqu'à 17-18°C, accessoirement utilisation d'une ampoule de 100 watts au-dessus de chaque cristallisoir contenant les adultes pour accélérer le processus, +
CHANLEY et CASTAGNA (1971), *Tagelus plebius* (Solecurtidae). Variations entre 20 et 32°C, +
BOYLE et TURNER (1976), *Martesia striata* (Pholadidae). A 21°C après 1 mois de conditionnement,+
ROE et al. (1971), *Argopecten gibbus* (Pectinidae). Augmentation rapide de T de 25 à 30°C puis retour à basse T, +
COSTELLO et al. (1973), *Argopecten gibbus* (Pectinidae). Elevation de T de 10 à 25°C plusieurs fois en 1 heure. Addition occasionnelle de spermatozoïdes.

CAMACHO et CABELLO (1973), *Venerupis pullastra* (Veneridae). Bain marie à 30°C pendant 15' puis à 15°C pendant 1 heure. Emission des gamètes ♂ et ♀ entre 1 et 2 h.
CABLE (1974), *Spisula solidissima* (Mactridae). Elévation de T de 15 à 18-20°C ou géniteurs au frigidaire à 2°C puis remis en eau à 18-20°C. Emission des gamètes ♂ et ♀ en moins d'une heure.
DINAMANI (1974), *Crassostrea glomerata* (Ostreidae). Variation de T de 19 à 22°C pendant 90 minutes, +
CULLINEY (1974), *Plactopecten magellanicus* (Pectinidae). Geniteurs à 5°C pendant 8 h puis élévation de T de 5 à 10°C, +
LUCAIN et MARTIN (1974), *Cardium glaucum* (Cardiidae). Géniteurs à 6-8°C pendant 3 semaines (au frigidaire) puis retour à T ambiante, +, ou : Elévation de T de 15 à 25°C en 3 ou 4 h, puis après 1 h, retour brusque à 15°C, +
MASSON (1975), *Mytilus galloprovincialis* (Mytilidae). Géniteurs dans bain-marie à 28°C, +
DIX et SJARDIN (1975), *Pecten meridionalis* (Pectinidae). Elévation rapide de T de 13-15°C à 20-25°C, +
ROMAN et PEREZ (1976), *Pecten maximus* (Pectinidae). Géniteurs à 9,8 - 13,4°C, émersion 2 h puis retour dans eau de mer à 18°C. Emission des gamètes au bout d'une heure.
CABELLO et CAMACHO (1976), *Pecten maximus* (Pectinidae). Voir ROMAN et PEREZ (1976), +
LE PENNEC (1978). 24 espèces dont 5 Pectinidae, 2 Ostreidae, 2 Cardiidae, 8 Veneridae, 2 Mactridae, 1 Hiatellidae, 1 Pholadidae, 2 Mytilidae, 1 Anomiidae. Variation de 11 à 20, 23, 25 ou 30°C selon les espèces. Eventuellement émersion ou addition de spermatozoïdes. Libération des gamètes entre 15' et 5 h.
LUTZ et HIDU (1979), *Mytilus edulis* et *Modiolus modiolus* (Mytilidae). Voir Bayne, 1965, +
STEPHENSON et CHANLEY (1979), *Chione stutchburyi* (Veneridae). Variation de T de 10-14°C à 28-30°C, -

2. Variations de température et addition des gamètes.

MIYAZAKI (1935), *Mytilus crassitesta* (Mytilidae) *Parapholas quadrizonata* (Pholadidae) *Lima basilanica* (Limidae), +
MIYAZAKI (1936), *Mactra sulcataria* (Mactridae), +
MIYAZAKI (1938), *Hiatella orientalis* (Hiatellidae), +
DAVIS (1953), *Crassostrea virginica* (Ostreidae), +
LOOSANOFF (1954), *Crassostrea virginica* (Ostreidae) *Mercenaria mercenaria* (Veneridae), +
CHESNUT et al. (1957), *Venus mercenaria* et *Venus campechiensis* (Veneridae), +
LOOSANOFF et DAVIS (1963). 18 espèces dont 2 Mytilidae, 4 Ostreidae, 1 Arcidae, 1 Pectinidae, 1 Anomiidae, 1 Teredinidae, 1 Cardiidae, 4 Veneridae, 1 Solenidae, 1 Mactridae, 1 Myidae, +
CHANLEY (1965), *Rangia cuneata* (Mactridae), +
CHANLEY (1965), *Barnea truncata* (Pholadidae), médiocres.
CHANLEY (1966), *Noetia ponderosa* (Arcidae), +
D'ASARO (1967), *Chione cancellata* (Veneridae), -
MENZEL (1968), 23 espèces, +
CHANLEY (1969), *Brachidontes recurvus* (Mytilidae) en plus, stimulations du muscle adducteur, émission des gamètes en moins d'une heure.
CHANLEY (1969), *Donax variabilis* (Donacidae), -
LA BARBERA et CHANLEY (1970), *Chama congregata* (Chamidae), -
CHANLEY et CASTAGNA (1971), *Tagelus plebeius* (Solecurtidae), +
CULLINEY (1971), *Lithophaga bisulcata* (Mytilidae), -
CASTAGNA (1973), *Argopecten irradians* (Pectinidae), +
CAIN (1973), *Rangia cuneata* (Mactridae), +
KENNEDY et al. (1974), *Mulinia lateralis* (Mactridae), voir LOOSANOFF et DAVIS (1963), +
CALABRESE et RHODES (1974), *Mulinia lateralis* (Mactridae). Emission des gamètes en moins de 30'.
LA BARBERA (1975), *Tridacna maxima* et *Tridacna squamosa* (Tridacnidae). Libération des gamètes plus facilement induite en période de mortes-eaux. Déclenchement plus rapide de l'émission lorsque les ovocytes sont ajoutés. Libération des gamètes en moins de 3 heures.
SCHWEINITZ et LUTZ (1976), *Modiolus modiolus* (Mytilidae), - ou développement anormal.
STEPHENSON et CHANLEY (1979), *Chione stutchburyi* (Veneridae), -

3. Température constante et addition de gamètes.

GALTSOFF (1930), *Crassostrea virginica* et *C. gigas* (Ostreidae). A 25°C, addidion de 150 spermatozoïdes/cm^3 d'eau de mer, +

4. Elévation de température et variation de pH du milieu.

KINOSHITA (1943) *Patinopecten yessoensis* (Pectinidae). Elévation rapide de T de 5°C et variation de pH de 8,2 à 8,4. Chaque procédé pris isolément ne donne aucun résultat.
YAMAMOTO (1950), *Pecten yessoensis* (Pectinidae). Voir KINOSHITA, 1943.

5. Excitations électriques.

IWATA (1950), *Mytilus edulis* (Mytilidae). Courant de 30 volts dans l'eau de mer du récipient contenant les géniteurs pendant 20 s. Emission des gamètes entre 30' et 40'.
SUGIURA (1962), *Mytilus edulis* (Mytilidae), +
CHANLEY et CASTAGNA (1971), *Tagelus plebeius* (Solecurtidae), +

6. Irradiations par les rayons ultra-violets.

KIKUCHI et UKI (1974), *Patinopecten yessoensis* (Pectinidae). Irradiation de 600 mWh à 818,4 mWh/litre, +
FERNANDEZ-CASTRO et LE PENNEC (1980), *Chlamys opercularis* (Pectinidae). Variations de T entre 10 et 18°C et utilisation des ultra-violets selon la méthode KIKUCHI et UKI (1974). Emission des gamètes au bout d'1 heure. 25-30% de larves D normales.

B. CHOCS CHIMIQUES.

1. KCl

IWATA (1951a), *Mytilus edulis* (Mytilidae). Injection de 0,5 ml de KCl 0,5 M dans la cavité palléale. Emission des gamètes entre 1 h et 5 h.
IWATA (1951b), *Mytilus edulis* (Mytilidae), *Meretrix meretrix* et *Venerupis semidecussata* (Veneridae), *Mactra sulcataria* (Mactridae). Trempage des géniteurs dans une solution à 0,5 M de KCl, NH_4Cl ou BaCl pendant 5 à 10'. Emission des gamètes entre 30' et 90'.
D'ASARO (1967), *Chione cancellata* (Veneridae). Injection dans la cavité palléale, -
BREESE et PHIBBS (1970), *Saxidomus giganteus* (Veneridae). Addition de 1 à 2 g de KCl / litre d'eau de mer, +
SCHWEINITZ et LUTZ (1976), *Modiolus modiolus* (Mytiliae). Variation rapide de T suivie d'injection de KCl 0,5 M, -
BREESE et ROBINSON (1981), *Siliqua patula* (Solenidae). Addition progressive de KCl dans l'eau de mer contenant les géniteurs, -

2. NaOH

CHANLEY et CASTAGNA (1971), *Tagelus plebeius* (Solecurtidae). Injection d'une solution de NaOH 1 N dans la gonade, ou: ovules baignés dans une solution à 3% de NaOH 1 N pendant 15' puis addition de spermatozoïdes, +

3. H_2O_2

MORSE et al. (1978), *Mytilus edulis* et *M. californianus* (Mytilidae), *Hinnites giganteus* (Pectinidae) et *Crassostrea rhizophora* (Ostreidae), +

4. NH_4OH

WADA (1953), *Pinctata maxima* (Ostreidae). Incision de la gonade ♀, trempage des ovocytes dans une solution de NH_4OH 0,1 N puis addition de spermatozoïdes, +
SAGARA (1958). Divers bivalves. Trempage des géniteurs dans l'eau de mer ammoniaquée, injection de NH_4OH dans la gonade, +
LOOSANOFF et DAVIS (1963), *Mercenaria mercenaria* et *Tapes semidecussata* (Veneridae). Trempage des ovocytes 15 à 25' dans une solution de NH_4OH 0,1 N, avant fécondation. 5% de larves D normales.
MINAUR (1969), *Pinctada maxima* (Ostreidae). Ovocytes dans NH_4OH 0,1 N pendant 50' puis addition de spermatozoïdes, +
CHANLEY (1969), *Donax variabilis* (Donacidae). Ovocytes dans NH_4OH pendant 20', +
LA BARBERA et CHANLEY (1970), *Chama congregata* (Chamidae). Ovocytes dans une solution à 3% de NH_4OH 0,1 N pendant 20', +
STEPHENSON et CHANLEY (1979), *Chione stutchburyi* (Veneridae). Ovocytes dans une solution à 0,3 à 1,2% de NH_4OH 1N pendant 20'. 12% de larves D normales.

C. AUTRES METHODES.

1. Incision des gonades ♂ et ♀

ALLEN (1953), *Spisula solidissima* (Mactridae), +
COSTELLO et al. (1957), *Mactra solidissima* (Mactridae), +
D'ASARO (1967), *Chione cancellata* (Veneridae), +
BOYDEN (1971), *Cerastoderma edule* et *Cerastoderma glaucum* (Cardiidae), +
EISAWAY (1974), *Crassostrea forskali* (Ostreidae), +
CABLE (1974), *Spisula solidissima* (Mactridae), +
TAN (1975), *Mytilus viridis* (Mytilidae), +
BREESE et ROBINSON (1981), *Siliqua patula* (Solinidae). De 6 à 35% de larves D.

2. Piqûre du muscle adducteur

BRENKO et CALABRESE (1969), *Mytilus edulis* (Mytilidae). Piqûre du muscle adducteur à l'aide d'une aiguille suivie d'une addition de spermatozoïdes. Libération des gamètes entre 5' et 1 h.
CULLINEY (1971), *Litophaga bisulcata* (Mytilidae), -
MASSON (1975), *Mytilus galloprovincialis* (Mytilidae), +

3. Utilisation de "Kraft mill Effluent"

BREESE et al. (1963), *Mytilus edulis* et *Mytilus californianus* (Mytilidae), +

4. Addition d'une suspension algale

BREESE et ROBINSON (1981), *Siliqua patula* (Solenidae), *Mytilus edulis* et *Mytilus californianus* (Mytilidae), *Crassostrea gigas* et *C. rivularis* (Ostreidae), *Venerupis staminea*, *Saxidomus giganteus* et *Mercenaria mercenaria* (Veneridae), *Clinocardium corbus* (Cardiidae). Addition de 2 à 2,5 millions de cellules de *Pseudoisochrysis paradoxa*/ml. De 38 à 60% de larves D.

D. EMISSION NATURELLE DES GAMETES AU LABORATOIRE

NISHIOKA et al. (1948), *Patinopecten yessoensis* (Pectinidae), +
QUAYLE (1952), *Venerupis pullastra* (Veneridae), +
CREEK (1960), *Cardium edule* (Cardiidae), +
ANSELL (1961), *Venus striatula* (Veneridae), +
IMAI (1967), *Crassostrea gigas* (Ostreidae) et *Pecten yessoensis* (Pectinidae), +
CHANLEY (1969), *Donax variabilis* (Donacidae). De quelques ovocytes à plusieurs millions.
CULLINEY (1971), *Lithophaga bisulcata* (Mytilidae), +
COMELY (1972), *Pecten maximus* (Pectinidae), +
EISAWY (1974), *Crassostrea forskali* (Ostreidae), +
DINAMANI (1974), *Crassostrea glomerata* (Ostreidae), +
SCHWEINITZ et LUTZ (1976), *Modiolus modiolus* (Mytilidae), +
FERNANDEZ-CASTRO et LE PENNEC (1980), *Chlamys opercularis* (Pectinidae). 35% de larves D.

III. ANALYSE DES RESULTATS.

Les connaissances sur les modalités de la ponte ou de l'éjaculation chez les bivalves reposent sur les recherches effectuées par GALTSOFF (1938, 1940) ; NELSON et ALLISON (1940) sur *Crassostrea virginica*. Ces trois auteurs ont montré que des substances émises par les gamètes excitent électivement les animaux mûrs du sexe opposé et déclenchent l'émission massive des gamètes.

La lecture du tableau 1 montre que l'utilisation des gamètes de l'un des sexes obtenus après incision de la gonade (de préférence ♂) n'est qu'un complément occasionnel pour déclencher la libération des gamètes de l'autre sexe. Il est en effet, nécessaire de recourir à d'autres procédés aussi divers que les chocs thermiques, mécaniques, chimiques et physiques pour induire l'éjaculation ou la ponte.

A. <u>Procédés physiques</u>

1. *Choc thermique.*

C'est le procédé le plus couramment utilisé au laboratoire et dans les écloseries expérimentales. La figure 2 représente le dispositif expérimental en usage au laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Brest pour provoquer les chocs thermiques. Elaborée par LOOSANOFF et DAVIS (1963), cette méthode n'est pas transposable sans modifications à toutes les espèces. Les variations de température qui sont provoquées sont différentes selon les bivalves et ce n'est que par expérimentation, qu'il est possible de trouver l'intervalle de température permettant une émission massive des gamètes (LE PENNEC, 1978).

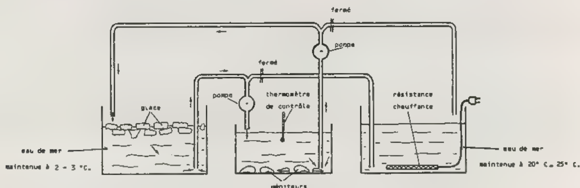


Figure 2. - Dispositif expérimental utilisé pour la méthode des chocs thermiques (circuit ouvert pour le passage de l'eau froide).

2. *Excitations électriques*

Utilisées avec succès au Japon par IWATA (1950) et SIGUIRA (1962) sur *Mytilus edulis*, cette méthode a été reprise par d'autres auteurs, mais sans succès, sur des espèces différentes: *Tagelus plebeius* (CHANLEY et CASTAGNA, 1971) ; *Pecten maximus* (COMELY, 1972 ; LE PENNEC, 1973, non publié). La décharge électrique est provoquée par deux électrodes plongeant dans un cristallisoir d'eau de mer contenant les géniteurs. La ddp varie de 12 à 13 volts et la durée de 2 à 30 secondes. Après quelques décharges, les bivalves émettent leurs gamètes, cependant la fécondation n'a lieu que très rarement et il nous a été impossible d'obtenir des larves D de *Pecten maximus* en utilisant ce procédé. Dès 1953, LUBET signalait d'ailleurs que l'excitation électrique de différentes régions du corps de *Chlamys varia* n'avait donné aucun résultat positif.

3. *Irradiations par les rayons ultra-violets*

Utilisée à l'origine par KIKUCHI et UKI (1974a) pour provoquer la ponte chez un Gastéropose du genre *Haliotis*, cette méthode a permis d'obtenir les gamètes ♂ et ♀ de deux espèces de Pectinidae : *Chlamys nipponensis* et *Patinopecten yessoensis* (UKI et KIKUCHI, 1974).

Récemment FERNANDEZ-CASTRO et LE PENNEC (1980) l'ont expérimenté avec succès sur *Chlamys opercularis*, espèce qui jusqu'alors n'avait pu faire l'objet que d'un seul élevage grâce à une libération naturelle des gamètes au laboratoire (BEAUMONT, 1978, non publié).

B. Procédés chimiques.

1. *KCl*

Selon IWATA (1951) l'injection de KCl 0,5 M dans la cavité palléale de différents bivalves provoque l'émission des gamètes. Expérimenté par D'ARASO (1967) sur *Chione cancellata* par SCHWEINITZ et LUTZ (1976) sur *Modiolus modiolus* et par BREESE et ROBINSON (1981) sur *Siliqua patula*, ce procédé n'a donné que des résultats négatifs.

2. *NaOH*

Peu d'expérimentateurs ont employé la soude. KINOSHITA (1943) puis YAMAMOTO (1950) ont provoqué la ponte de *Pecten yessoensis* en faisant varier le pH du milieu à l'aide de soude.

CHANLEY et CASTAGNA (1971) ont essayé, sans succès, l'injection de NaOH dans la gonade de *Tagelus plebeius* et le trempage des ovocytes dans une solution à 3% de NaOH 1 N pendant 15 minutes.

3. H_2O_2

Selon MORSE et al.(1977) : "l'addition de peroxyde d'hydrogène qui alcalinise l'eau de mer est une méthode sûre, peu coûteuse, simple, permettant une émission synchrone des gamètes des deux sexes de certains bivalves : *Mytilus edulis*, *Mytilus californianus*, *Hinnites giganteus* et *Crassostrea rhizophora*. Les auteurs indiquent cependant que certaines espèces ne réagissent pas à cette méthode.

Ce procédé a été utilisé sur *Chlamys opercularis* (BEAUMONT, 1978, Comm. pers. et LE PENNEC, 1978, non publié), mais sans résultat.

4. NH_4OH

Pour WADA (1953) le trempage dans l'ammoniaque pendant 5 à 10 minutes d'ovocytes obtenus après incision de la gonade, facilite la fécondation. En outre, l'injection d'une solution d'ammoniaque dans la gonade provoque une libération des gamètes ♂ et ♀ au bout de 30 à 90 minutes.

Cette méthode a été reprise avec succès par LOOSANOFF et DAVIS (1963) pour *Mercenaria mercenaria* et *Tapes semidecussatus*, CHANLEY (1969) pour *Donax variabilis*, LA BARBERA et CHANLEY (1970) pour *Chama congregata* et STEPHENSON et CHANLEY (1979) pour *Chione stutchburryi*.

C. Autres procédés.

- *Nourriture*. BREESE et ROBINSON (1981) induisent la ponte chez *Siliqua patula* en mettant dans l'eau de mer contenant les géniteurs une suspension de 2 à 2,5 millions de cellules algales : *Pseudoisochrysis paradoxa* par ml. Selon ces auteurs, une concentration équivalente en phytoplancton induirait la ponte chez différentes espèces de Mytilidae, Ostreidae, Solenidae, Veneridae et Cardiidae.

- *Salinité*. Cette méthode n'a jamais été utilisée isolément, mais en parallèle avec l'augmentation de température. C'est ainsi que CAIN (1973) obtient les gamètes de *Rangia cuneata* en faisant varier la salinité de 1 à 5°/₀₀ parallèlement à la température.

- *Excitations mécaniques*. L'excitation mécanique du manteau ou la piqûre du muscle adducteur donnent des résultats variablesselon les espèces. Ce procédé n'est jamais utilisé isolément.

CONCLUSION

Il faut garder à l'esprit que si les méthodes utilisées pour induire la ponte chez les bivalves sont très nombreuses, cela est dû essentiellement à la complexité du phénomène. Chaque espèce pose en effet un problème particulier. Si les chocs thermiques permettent d'obtenir les gamètes d'un bon nombre d'espèces, suivi d'un fort pourcentage de fécondation (60-90%) et de développement larvaire, il apparaît très vite à l'expérimentateur que certaines espèces ne réagissent pas à de telles stimulations.

Il reste alors le choix entre différentes méthodes, aléatoires, peu reproductibles et qui, à la limite, peuvent causer la mort des adultes en cours d'expérience. C'est le cas par exemple, des décharges électriques ou de certains corps chimiques. Cependant, lorsqu'il s'agit d'expérimentations ne nécessitant pas l'élevage d'un grand nombre d'individus, l'utilisation de substances chimiques à base de potassium, de sodium et surtout d'ammonium donnent des résultats satisfaisants. Ces corps chimiques provoquent la rupture de la vésicule germinative permettant ainsi la fusion des pronucleus mâle et femelle (RAVEN, 1966). L'addition de KCl favorise également la maturation des ovocytes (RAVEN, 1966). Parmi toutes ces méthodes chimiques, c'est le lessivage de la gonade mature incisée pour obtenir les ovocytes, puis leur trempage dans une solution ammoniaquée pendant 10 à 20' avant l'addition de spermatozoïdes qui donne les meilleurs pourcentages de fécondation : de 5 à 20% selon les espèces. Les pourcentages d'oeufs fécondés ainsi obtenus sont cependant de 3 à 4 fois moins élevés que ceux obtenus avec la méthode des chocs thermiques.

L'irradiation par les rayons ultra-violets est une méthode encore peu employée. Il semblerait cependant, à la vue des résultats fragmentaires obtenus qu'elle soit utile pour induire la ponte chez les Pectinidae qui d'ordinaire posent de difficiles problèmes aux expérimentateurs (résistance aux chocs thermiques, autofécondation, ponte nocture ...).

Un autre procédé récent, mais que l'on ne maîtrise pas encore correctement est l'utilisation d'eau oxygénée H_2O_2. Les auteurs américains (MORSE et al. 1978) qui l'ont utilisé avec succès sur divers bivalves relatent que des études physiologiques et enzymologiques indiquent que H_2O_2 stimule la synthèse d'hormones spécifiques comme la prostaglandine qui agit directement sur la ponte.

L'utilisation de broyats de ganglions cérébroïdes et viscéraux a permis à YAHATA (1973) d'obtenir un grand nombre d'ovocytes fécondables chez un Gastéropode *Nordotis discus* après injection de cette suspension ganglionnaire dans la tête des femelles. L'auteur conclut que les ganglions viscéraux et pleuro-pédieux produisent des "substances" capables d'induire la ponte chez l'Ormeau. De telles expériences n'ont pas encore été entreprises chez les bivalves bien que l'on sache depuis longtemps que les cellules neurosécrétrices des ganglions cérébroïdes et viscéraux de certaines espèces évacuent leur produit de neurosécrétion quelques jours avant l'émission des gamètes (LUBERT, 1955, 1980 ; GABE, 1965). D'autre part, il ne faut pas oublier que beaucoup d'élevages ont pu être entrepris à la suite d'émission naturelle des gamètes au laboratoire. Ceci peut se produire lorsque les géniteurs sont récoltés à pleine maturité. Le changement de l'environnement habituel des animaux constitue alors un "stress" suffisant pour déclencher la libération des gamètes dès leur remise en eau au laboratoire. Les pourcentages de larves D obtenus dans de telles conditions sont loin d'être négligeables puisqu'ils sont généralement de l'ordre de 35 à 50%.

Jusqu'à présent les différentes méthodes utilisées pour l'induction de la ponte chez les bivalves ne sont reproductibles que sur un faible nombre d'espèces. Cependant, la priorité des recherches en ce domaine ne doit pas consister en une nouvelle diversification des procédés, mais se situer plus en amont, au niveau de la maturation des géniteurs. C'est en effet la caractérisation du dégré de maturité des gamètes qui constitue actuellement le principal handicap pour l'expérimentateur. C'est pourquoi il serait souhaitable d'orienter certains travaux vers la mise au point de tests biochimiques permettant une meilleure détermination de l'état de maturité sexuelle. On éviterait ainsi aux expérimentateurs de stimuler des animaux ayant des ovocytes en surmaturation ou en dégénérescence et donc d'obtenir des gamètes anormaux, ce qui est fréquemment le cas pour des espèces commerciales comme *Pecten maximus*.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLEN, R.D., 1953 - Fertilization and artificial activation in the egg of the surf-clam *Spisula solidissima*. *Biol. Bull* (Woods Hole, Mass.) 105 : 213-239.

ANSELL, A.D., 1961 - Reproduction, growth and mortality of *Venus striatula* (Da Costa) in Kames Bay, Millport. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 41 : 191-215.

BAYNE, B.L., 1965 - Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis*. *Ophelia* 2(1) : 1-47.

BOUCHON-BRANDELY, M., 1882 - De la sexualité chez l'huître ordinaire (*O. edulis*) et chez l'huître portugaise (*O. angulata*). Fécondation artificielle de l'huître portugaise. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 94 : 256-259.

BOYDEN, C., 1971 - A comparative study of the reproductive cycles of the cockles *Cerastoderma edule* and *C. glaucum*. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 51 : 605-622.

BOYLE, P.J. & TURNER, R.D., 1976 - The larval development of the wood boring piddock *Martesia striata* (L.) (Mollusca : Bivalvia : Pholadidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 22 : 55-68.

BREESE, W., MILLEMANN, R., & DIMICK, R., 1963 - Stimulation of spawning in the mussels *Mytilus edulis* L. and *Mytilus californianus* Conrad, by Kraft mill effluent. *Biol. Bull.*, 125 : 197-205.

BREESE, P., & PHIBBS, D., 1970 - Some observations on the spawning and early development of the butter clam, *Saxidomus giganteus* (Deshayes). *Proc. of the Nat. Shell. Ass.*, 60 : 95-98.

BREESE, P., & ROBINSON, A., 1981 - Razor clams, *Siliqua patula* (Dixon) : gonadal development, induced spawning and larval rearing. *Aquaculture* 22 : 27-33.

BRENKO, M., & CALABRESE, A., 1969 - The combined effects of salinity and temperature on larvae of the mussel *Mytilus edulis*. *Marine Biology*, 4(3) : 224-226.

BROOKS, W.K., 1880 - The development of the American oyster. *Stud. Biol. Lab. Johns Hopkins Univ.* 4 : 1-104.

CABELLO, G.Y., & CAMACHO, P., 1976 - Cultivo de larvas de vieira, *Pecten maximus* L. en laboratorio. *Bol. Inst. Espa. Ocean.* 223 : 1-17.

CABLE, W., 1974 - Development of eggs and embryos of the surf clam, *Spisula solidissima*, in synthetic seawater. *Fish. Bull.*, 72, 1 : 247-249.

CAIN, T., 1973 - The combined effects of temperature and salinity on embryos and larvae of the clam *Rangia cuneata*. *Mar. Biol.*, 21 : 1-6.

CALABRESE, A., 1969 - Individual and combined effects of salinity and temperature on embryos and larvae of the coot clam, *Mulinia lateralis* (Say). *Biol. Bull.*, 137(3) : 417-428.

CALABRESE, A., & RHODES, E., 1974 - Culture of *Mulinia lateralis* and *Crepidula fornicata* embryos and larvae for studies of pollution effects. *Thalassia Jugoslavica*, 10 : 89-102.

CAMACHO, A., & CABELLO, P., 1973 - Desarollo larvario de *Venerupis pullastra*. *Bol. del. inst. Esp. de Ocean.*, 165 : 1-36.

CASTAGNA, M., 1973 - Culture of the Bay Scallop, *Argopecten irradians*, in Virginia. *Contribution n° 589, Virginia Institute of Marine Science* : 19-24.

CHANLEY, P.E., 1965 - Larval development of a boring clam, *Barnea truncata*. *Chesapeake Sci.*, 6 : 162-166.

CHANLEY, P.E., 1965 - Larval development of the Brackish water matric clam, *Rangia cuneata*. *Chesapeake Sci.*, 6(4) : 209-213.

CHANLEY, P.E., 1966 - Larval development of the large brood clam, *Noetia ponderosa* (Say). *Proc. Natl. Shellfish. Assoc.*, 56 : 53-58.

CHANLEY, P.E., 1969 - Larval development of the coquina clam, *Donax variabilis*, Say, with a discussion of the structure of the larval hinge in the Tellinacea. *Bull. Mar. Sci.*, 19 : 214-224.

CHANLEY, P.E., & CASTAGNA, M., 1966 - Larval development of the pelecypod *Lyonsia hyalina*. *Contribution n° 203, Virginia Institute of Marine Science*, : 123-128.

CHANLEY, P.E., & CASTAGNA, M., 1971 - Larval development of the stout Razor clam, *Tagelus plebeius* Solander (Solecurtidae : Bivalvia). *Chesapeake Sci.*, 12 : 167-172.

CHANLEY, P.E., & ANDREWS, J.D., 1971 - Aids for identification of Bivalve larvae of Virginia. *Malacologia* 11(1) : 45-119.

CHESTNUT, A., FAHY, W., & PORTER, H., 1957 - Growth of *Venus mercenaria*, *Venus campechiensis* and their hybrids. *Proc. nat. Shellfish. Ass.*, 47 : 50-56.

COMELY, C., 1972 - Larval culture of the scallop *Pecten maximus*. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 34(3) : 365-378.

COSTELLO, D.P., DAVIDSON, M.E., EGGERS, A., FOGS, H.M., & HENLEY, C., 1957 - Methods for obtaining marine eggs and embryos. *Marine Biol. Lab., Woods Hole, Mass. Lancaster Press, Lancaster, Pennsylvania.*

COSTELLO, T., HAROLD'HUDSON J., DUPUY, J., & RIVKIN, S., 1973 - Larval culture of the calico scallop, *Argopecten gibbus*. *Proc. Nat. Shellf. Ass.*, 63 : 72-76.

CREEK, G., 1960 - The development of the lamellibranch *Cardium edule*. *Proc. Zool. Soc. London* 135 : 243-260.

CULLINEY, J., 1971 - Laboratory rearing of the larvae of the Mahogany date mussel *Lithophaga bisulcata*. *Bull. Mar. Sc.*, 21(2) : 591-602.

CULLINEY, J., 1974 - Larval development of the giant scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin). *Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.)* 147 : 321-332.

D'ASARO, C., 1967 - The morphology of larval and postlarval *Chione cancellata* (Eulamellibranchia : Veneridae) reared in the laboratory. *Bull. Mar. Sci.*, 17(4) : 949-972.

DAVIS, H.C., 1953 - On food and feeding of larvae of the American oyster *Crassostrea virginica. Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.)* 104 : 334-350.

DINAMANI, P., 1974 - Reproductive cycle and gonadial changes in the New Zealand rock oyster *Crassostrea glomerata. N-Z, J. Mar. Freshwat. Res.*, 8(1) : 39-65.

DIX, I.G., 1976 - Larval development of the Queen Scallop, *Equichlamys bifrons. Aust. J. mar. Freshwater Res.*, 27 : 399-403.

DIX, I.G., & SJARDIN, M.J., 1975 - Larvae of the commercial scallop, *Pecten meridionalis* from Tasmania, Australia. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, 26 : 109-112.

EISAWY, A., 1974 - Spawning and larval development of the red sea oyster, *Crassostrea forskali* Chemnitz. *Bull. Inst. Ocean and Fish., A.R.E.*, 4 : 205-219.

FERNANDEZ-CASTRO, N., & LE PENNEC, M., 1980 - Experimental spawning of *Chlamys opercularis. 3rd Scallop Workshop, Isle of Man:1-5.*

GABE, M., 1965 - La neurosécrétion chez les Mollusques et ses rapports avec la reproduction. *Archives. Anat. microsc. Morphol. Exp.*, 54 : 371-385.

GABBOTT, P.A., 1975 - Storage cycles in marine bivalve molluscs. A hypothesis concerning the relationship between glycogen metabolism and gametogenesis. *Proc. Eur. Mar. Biol. Symp., 9th. Oban, Scotland* : 191-211.

GALTSOFF, P., 1930 - The fecundity of the Oyster. *Science* 72 : 97-98.

GALTSOFF, P., 1938a - Physiology of reproduction of *O. virginica.I. Biol. Bull.* 74(3) : 461-486.

GALTSOFF, P., 1938b - Physiology of reproduction of *O. virginica. II. Biol. Bull.* 75(2) : 286-307.

GALTSOFF, P., 1940 - Physiology of reproduction of *O. virginica. III. Biol. Bull.* 78(1) : 117-135.

GIESE, A.C., & PEARSE, J.S., 1974 - Introduction : General principles in "Reproduction of Marine Invertebrates" (A.C. Giese & J.S. Pearse, eds.). *Vol. 1 : 1-49.*

GIESE, A.C., & PEARSE, J.S., 1979 - Reproduction of Marine Invertebrates. Vol. V. Pelecypods and lesser classes. *Academic Press. N.Y. : 369 p.*

GIMAZANE, J.P., 1972 - Etude expérimentale de l'action de quelques facteurs externes sur la reprise de l'activité génitale de la coque, *Cerastoderma edule* L. Mollusque Bivalve. *C.R. Soc. Biol.*, 166 : 587-589.

GRUFFYDD, L.D., & BEAUMONT, A.R., 1970 - Determination of the optimum concentration of eggs and spermatozoa for the production of normal larvae in *Pecten maximus* (Mollusca, Lamellibranchia). *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 20 : 486-497.

GRUFFYDD, L.D., & BEAUMONT, A.R., 1972 - A method for rearing *Pecten maximus* larvae in the laboratory. *Marine Biology*, 15 : 350-355.

IMAI, T., HATANAKA, M., SATO, S., & YUKI, R., 1950 - Artificial breeding of oysters in tanks. *Tohoku. J. Agric. Res.*, 1 : 69-86.

IMAI, T., 1967 - Mass production of Molluscs by means of rearing the larvae in tanks. *Venus*, 25 : 159-167.

IWATA, K.S., 1950 - Spawning of *Mytilus edulis*. II. Discharge by electrical stimulation. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 15 : 443-446.

IWATA, K.S., 1951a - Spawning of *Mytilus edulis*. IV. Discharge by KCl injection. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 16 : 393-394.

IWATA, K.S., 1951b - Spawning of *Mytilus edulis*. VIII. Comparison of abilities of salts of alkali metals and of alkali earth metals to induce spawning. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 17 : 94-95.

KAN-NO, H., 1962 - Artificial discharge of reproductive substance of mollusca caused by repeated stimulation of temperature. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.* 20.

KENNEDY, V.S., ROSENBURG, W.H., ZION, H.H., & CASTAGNA, M., 1974 - Temperature-time relationships for survival of embryos and larvae of *Mulinia lateralis* (Mollusca : Bivalvia). *Mar. Biol.*, 24 : 137-145.

KIKUCHI, S., & UKI, N., 1974a - Technical study on artificial spawning of abalone, genus *Haliotis*. II. Effect of irradiated sea water with ultraviolet rays on inducing to spawn. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, 33 : 79-86.

KINGSTON, P., 1974 - Some observations on the effects of temperature and salinity upon the growth of *Cardium edule* and *Cardium glaucum* larvae in the laboratory. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 54 : 309-317.

KINOSHITA, T., 1943 - Induction of spawning of the scallop, *Pecten yessoensis* Say. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 11 : 168-170.

LA BARBERA, M., & CHANLEY, P., 1970 - Larval development of *Chione cancellata* L. (Veneridae, Bivalvia) : *Chesapeake Sci.*, 11(1) : 42-49.

LA BARBERA, M., & CHANLEY, P., 1971 - Larval and postlarval development of the corrugated jewel box clam *Chama congregata* Conrad (Bivalvia ; Chamidae). *Bull. Mar. Sc.*, 21(3) : 733-744.

LE PENNEC, M., 1970 - Elevages au laboratoire de Mollusques bivalves : morphogénèse de la coquille des Veneridae. *Th. 3e cycle.* Paris : 95 p.

LE PENNEC, M., 1978 - Génèse de la coquille larvaire et postlarvaire chez divers Bivalves marins. *Th. d'Etat.* Brest : 229 p - 108 pl.

LOOSANOFF, V.L., 1937a - Development of the primary gonad and sexual phases in *Venus mercenaria* Linnaeus. *Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.)* 72 : 389-405.

LOOSANOFF, V.L., 1954 - New advances in the study of bivalve larvae. *Am. Sci.* 42 : 607-624.

LOOSANOFF, V.L., & DAVIS, H.C., 1963 - Rearing of bivalve molluscs. *Adv. Mar. Biol.*, 1 : 1-136.

LOUGH, R.G., & GONOR, J.J., 1971 - Early embryonic stages of *Adula californiensis* (Pelecypoda : Mytilidae) and the effect of temperature and salinity on development rate. *Mar. Biol.*, 8 : 118-125.

LUBET, P., 1953 - Sur les modalités de l'éjaculation et de la ponte chez *Chlamys varia* (Moll. Lamellibr.). *C.R. Acad. Sci.* : 235-236.

LUBET, P., 1955 - Cycle neurosécrétoire chez *Chlamys varia* et *Mytilus edulis* L. (Moll. Lamellibr.). *C.R. Acad. Sci.*, 241 : 119-121.

LUBET, P., 1959 - Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés. *Rev. Trav. Inst. Peches Marit.*, 23 : 389-548.

LUBET, P., HERLIN, P., MATHIEU, M., & COLLIN, F., 1976 (1978) - Tissu de réserve et cycle sexuel chez les lamellibranches. *Haliotis*, 7 : 59-62.

LUBET, P., 1980 - Action des facteurs internes sur la reproduction des Mollusques lamellibranches. *Haliotis*, 10 (2) : 89.

LUCAIN, C., & MARTIN, Y., 1974 - Culture expérimentale de Mollusques bivalves. *Th. 3ème cycle.* Aix : 186 p.

LUCAS, A., 1965 - Recherche sur la sexualité des mollusques bivalves. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 99 : 115-247.

LUTZ, R., & HIDU, H., 1979 - Hinge morphogenesis in the shells of larval and early postlarval mussels (*Mytilus edulis* L. and *Modiolus modiolus* L.). *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 59 = 111-121.

MASSON, M., 1975 - Etude expérimentale de la croissance et de la nutrition de la larve de *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) (Mollusque Pélécypode). *Th. 3e cycle :* Caen : 105 p.

MENZEL, R.W., 1965 - Chromosome numbers in nine families of pelecypod molluscs. *Nautilus* 82 : 45-50 - 53-58.

MINAUR, J., 1969 - Experiments on the artificial rearing of the larvae of *Pinctada maxima* (Jameson) (Lamellibranchia). *Aust. J. Mar. Freshwater. Res.* 20 : 175-187.

MIYAZAKI, I., 1935 - On the development of some marine bivalves, with special reference to the shelled larvae. *J. Imp. Fish. Inst.* 31(1) : 1-10.

MIYAZAKI, I., 1936 - On the development of some marine bivalves, with special reference to the shelled larvae. II. *J. Imp. Fish. Inst.*31(2) : 35-41.

MIYAZAKI, I., 1938 - On the development of *Hiatella orientalis* (Yokoyama). *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 7 : 183-185.

MORSE, D., HOOKER, N., & MORSE, A., 1977 - Hydrogen peroxyde induces spawning in mollusks with activation of Prostaglandin Endoperoxide synthetase. *Science*, 196 : 298-300.

NELSON, T.D., & ALLISON, J.E., 1940 - On the nature and the action of Diantlin, a new hormone like substance carried by the spermatozoa of the Oyster. *J. Exp. Zool.*, 85(2) : 299-338.

NISHIOKA, U., YAMAMOTO, G., NAGAMINE, S., KONOSHITA, T., & NOMURA, S., 1948 - Studies on the scallop of Mutsu Bay. *Sciences Report of Tohoku Univ.*, 18(2) : 177-184.

PRYTCHERCH, H., 1924 - Experiments in the artificial propagation of oysters. *U.S. Common. Fish.*, : 1-14.

QUAYLE, D.B., 1952 - Structure and biology of the larva and spat of *Venerupis pullastra* (Montagu). *Trans. R. Soc. Edinburgh* 62 : 255-297.

RAVEN, C., 1966 - Morphogenesis. The analysis of Molluscan development (2nd edition). *Pergamon Press. Ltd. London :* 365 p.

ROE, R., CUMMINS, J., & BULLIS, H., 1971 - Calico scallop distribution, abundance, and yield off eastern Florida, 1967-1968. *Natl. Mar. Fish. Serv. Fish. Bull.*, 69 : 399-409.

ROMAN, G., & PEZEZ, A., 1976 - Scallop (*Pecten maximus* L.) larval rearing in the laboratory. *Scallop Workshop, Baltimore, Ireland :* 1-12.

RYDER, J., 1883 - Rearing oysters from artificially fertilized eggs, together with notes on pond culture. *Bull. U.S. Fish. Comm.*, 3 : 281-294.

SAGARA, J., 1958 - Artificial discharge of the reproductive elements of certain bivalves caused by treatment of sea water and by injection with NH_4OH. *Nippon Suisan Gakkaishi* 23 : 505-510.

SASTRY, A.N., 1963 - Reproduction of the bay scallop, *Aequipecten irradians* Lamarck. Influence of temperature on maturation and spawning. *Biol. Bull.*, 125(1) : 146-153.

SASTRY, A.N., 1965 - The development and external morphology of pelagic larval and post-larval stages on the bay scallop, *Aequipecten irradians concentricus* Say, reared in the laboratory. *Bull. mar. Sci.*, 15(2) : 417-435.

SASTRY, A.N., 1968 - Relationships among food, temperature and gonad development of the bay scallop, *Aequipecten irradians* Lamarck. *Physiol. Zool.*, 41 : 44-53.

SASTRY, A.N., 1970a - Reproductive physiological variation in latitudinally separated populations of the bay scallop, *Aequipecten irradians* Lamarck. . '. .ul . *(Woods Hole, Mass.)* 138 : 56-65.

SASTRY, A.N., 1970b - Environmental regulation of oocyte growth in the bay scallop, *Aequipecten irradians* Lamarck. *Experientia* 26 : 1371-1372.

SASTRY, A.N., 1975 - Physiology and ecology of reproduction in marine invertebrates. In "Physiological Ecology of Estuarine Organisms" (F.J. Vernberg ed.) : 279-299. *Univ. of South Carolina Press. Columbia.*

SCHWEINITZ, E., & LUTZ, R., 1976 - Larval development of the northern horse mussel, *Modiolus modiolus* (L.) including a comparison with the larvae of *Mytilus edulis* L. as an aid in planktonic identification. *Biol. Bull.*, 150 : 348-360.

SHAFEE, M., 1980 - Ecophysiological studies on a temperate bivalve *Chlamys varia*(L.) from Lanveoc (Bay of Brest). *Th. d'Etat.* Brest. 220 p.

STEPHENSON, R., & CHANLEY, P., 1979 - Larval development of the cockle *Chione stutchburyi* (Bivalvia : Veveridae) reared in the laboratory. *N-Z. Journ. of Zool.*, 6 : 553-560.

SUGIURA, Y., 1962 - Electrical induction of spawning in two marine invertebrates (*Urechis unicinctus* and hermaphroditic *Mytilus edulis). Biol. Bull (Woods Hole, Mass.)* 123 : 203-206.

TAN, W., 1975 - Egg and larval development in the Green Mussel, *Mytilus viridis* L. *The Veliger* 18 : 151-155.

UKI, N. & KIKUCHI, S., 1974 - On the effect of irradiated sea water with ultraviolet rays on inducing spawning of the scallop *Patinopecten yessoensis. Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, 34 : 87-92.

WADA, S., 1953a - Biology of the silver-lip pearl oyster *Pinctada maxima* (Jameson) : artificial fertilization and development. *Margarita* 1 : 3-15.

WALNE, P.R., 1956 - Experimental rearing of larvae of *Ostrea edulis* in the laboratory. *Fish. Inves.* 20(9) : 1-23.

WELLS, W.F., 1927 - Report of the experimental shellfish station. *Rep. N.Y. St. Conserv. Dep.* 16 : 1-22.

WINSLOW, F., 1884 - Report of experiments in the artificial propagation of oysters, conducted at Beaufort, N.C. and Fair Haven, Conn., in 1882. *Rep. U.S. Fish. Comm.* : 741-761.

YAMAMOTO, G., 1950 - Ecological note of the spawning cycle of the scallop, *Pecten yessoensis* Jay, in Mutsu Bay. *Sc. rep. Tohoku Univ.*, 18 : 477-481.

YAMAMOTO, G., 1955 - On rearing of the scallop spats in tank and pool. *Bull. of the marine biological station of Asamushi.* 7 : 69-73.

YAHATA, T., 1973 - Induced spawning of abalone (*Nordotis discus*) injected with ganglional suspensions. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.*, 39(11) : 1117-1122.

HALIOTIS, 11, 1981
p. 157 à 170

ETUDE DU CYCLE DE REPRODUCTION de *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) (Moll.Lamellibranche) A LA LIMITE MERIDIONALE DE SON AIRE DE REPARTITION. COMPARAISON AVEC LES AUTRES SECTEURS DE CETTE AIRE.

par

PIERRE LUBET[x], JEAN-PIERRE GIMAZANE[xx] et GEORGES PRUNUS[x]

[x]Laboratoire de Zoologie, Université, 14032 CAEN Cedex (France)

[xx]Office National des Pêches, Bizerte (Tunisie)

ABSTRACT

STUDIES ON THE ANNUAL REPRODUCTIVE CYCLE OF *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) FROM TUNISIA. COMPARISON WITH OTHERS POPULATIONS FROM THE GEOGRAPHICAL RANGE OF DISTRIBUTION.

Studies carried out on the annual reproductive cycle of *M.galloprovincialis* from Tunisia (Bizerte) show the existence of only a spawning period in winter and a resting-stage over the end of spring to autumn. The comparison of data for the annual cycle in the geographical range of distribution of *M.galloprovincialis* focuses on the influence of température the resting stage increasing according a north-south latitudinal gradient. The main spawning period occurs in summer (north) and in winter (south). The annual reproductive cycle of *M.galloprovincialis* shows an overall similarity to *M. edulis*.

Mytilus galloprovincialis, espèce distincte de *Mytilus edulis* (LUBET, 1959, 1973, 1976 ; SEED, 1971) possède une aire de répartition géographique très vaste. Elle a été signalée sur les côtes sud-ouest du Royaume-Uni, de l'Irlande (HEPPER, 1957 ; SEED, 1971) et sur celles de la Manche occidentale française (Bretagne) où elle ne dépasse pas, vers l'est, le Cotentin (LUBET, 1973). Elle est largement répandue sur les côtes atlantiques de la France (Bretagne, Golfe de Gascogne), de l'Espagne (Provinces basques, Galice), du Portugal et du Maroc, de la Méditerranée septentrionale (Espagne, France, Italie), de l'Adriatique (Yougoslavie, Albanie), de la Mer Egée, de la Mer Noire (Roumanie, Russie) (LUBET, 1973). (Fig.1).

Sur les côtes d'Afrique du Nord, elle se rencontre en Algérie et dans la région nord-ouest de la Tunisie (Tabarka, Bizerte, Golfe de Tunis), mais ne dépasse pas le Cap Bon vers l'est ; elle n'a jamais été signalée jusqu'ici sur les côtes de la Tripolitaine et de l'Egypte.

La population du Lac de Bizerte en Tunisie présente donc un intérêt particulier puisqu'elle se situe à la limite sud de répartition de l'espèce. Elle est particulièrement abondante dans ce lac et a pu être cultivée grâce à des techniques d'élevage sur cordes suspendues à des structures fixes (parcs). Il était donc intéressant d'étudier le cycle de reproduction de cette espèce et de le comparer à celui d'autres populations situées dans l'aire de répartition géographique : limite nord et stations intermédiaires.

1. MATERIEL et METHODES

Des prélèvements ont été effectués tous les 15 jours, de 1977 à 1981. Les pièces fixées au liquide de Bouin, sont coupées à 5 µm, colorées par les trichromes de PRENANT-GABE, de

MASSON, ou par la réaction nucléale de FEULGEN pratiquée à froid. La nomenclature des étapes du cycle sexuel est empruntée à CHIPPERFIELD (1953) modifiée par LUBET (1959).
Les volumes respectifs occupés dans le manteau par la gonade et le tissu de réserve ont été estimés sur coupes sériées en calculant les surfaces respectives. Simultanément, pendant la période de reproduction (décembre à avril), des prélèvements quotidiens de la population ont permis d'établir le pourcentage d'animaux ayant déjà frayé et celui des moules émettant leurs gamètes lors d'un reparquage.

Enfin, des cordes verticales ont été suspendues aux parcs à des intervalles réguliers pendant toute l'année (1976 à 1980) pour déterminer les périodes de captage et l'intensité de la fixation.

2. CYCLE SEXUEL ANNUEL DE M.galloprovincialis à BIZERTE (Tunisie).

L'examen systématique de la population, pendant quatre années, a permis de mettre en évidence les faits suivants (Tableau n° 1, Fig. 2).

2.1. Etude histologique du cycle de reproduction.

2.1.1. Repos sexuel (Stade 0) : Très étalé dans l'année, de la mi-mai à la mi-octobre, il affecte l'ensemble de la population en juillet, août et septembre. Caractérisé par une intense prolifération du tissu de réserve (cellules adipo-granuleuses et cellules vésiculeuses renfermant du glycogène, LUBET, 1959 ; HOUTTEVILLE 1979), il constitue une étape indispensable par l'accumulation de réserves utilisées ultérieurement pour l'effort de reproduction. La gonade est réduite à quelques amas denses de spermatogonies ou ovogonies, sans présence de mitoses goniales et représentant 4 à 5% du volume du manteau.

2.1.2. Reprise de l'activité sexuelle (Stade I) : Chez les moules adultes, la multiplication synchrone des gonies apparaît dans la population, de la mi-octobre à la fin novembre, étape très brève, repérable par la présence de nombreuses mitoses et la brusque augmentation du diamètre des amas de gonies. La morphogenèse de la gonade des juvéniles nés pendant l'hiver de la même année s'effectue pendant la même période.

2.1.3. Gamétogenèse (Stade II) : Elle se déroule pendant l'automne. Les modalités observées sont identiques à celles déjà décrites chez les Mytilidae (LUBET, 1959 ; HOUTTEVILLE, 1974 ; LUBET et HERLIN, 1977, LUBET et al, 1979), les volumes respectifs occupés par la gonade et le tissu de réserve se modifiant constamment du fait de l'accroissement du volume des tubules gonadiques et de la lyse des cellules de réserve adjacentes à ces derniers.

2.1.4. Période de reproduction (Stade III). La gamétogenèse décroît d'intensité, puis s'arrête pratiquement à la fin du mois de novembre. Malgré leur "apparence mature" (réplétion maximale de la gonade), les animaux sont encore incapables d'émettre leurs gamètes (Stade III_{A1}). Le tissu de réserve a presque totalement disparu chez les mâles, la zone externe du tubule est tapissée d'une couche de spermatogonies ; des travées rayonnantes de spermatozoïdes occupent la lumière des tubules. Les spermatocytes I et II ont presque complètement disparu.

Chez les femelles, à part quelques ovogonies périphériques, la lumière des tubules est comblée par des ovocytes fortement tassés les uns contre les autres et présentant souvent des sections polygonales. Certains ovocytes sont atrésiques, fait assez général déjà constaté dans d'autres stations de l'aire de répartition de l'espèce (BOURCART et LUBET, 1963 ; LUBET

et HERLIN, 1977).

a) Les animaux deviennent matures (Stade III_{A2}) (fin du mois de décembre : 16% de la population, janvier (47%) et début de février (41%) et peuvent émettre leurs gamètes. Les changements histologiques, bien que discrets, permettent nettement de distinguer ce stade du précédent. Dans les deux sexes, on note une reprise de l'activité goniale (multiplication des spermatogonies et des ovogonies) ; on observe chez les mâles la présence de spermatocytes I ; chez les femelles, d'ovocytes en prophase de mitose hétérotypique et de quelques ovocytes en prévitellogenèse. La reprise de la gamétogenèse précède donc la ponte ou la spermiation.

b) Emission des gamètes et restauration de la gonade : La présence d'animaux ayant effectué des émissions partielles ou totales (Stade III B) a été observée depuis la fin du mois de décembre (15% de la population) jusqu'en février, les pontes les plus importantes ayant lieu en Janvier (45%) et début Février. L'émission des gamètes est suivie immédiatement d'une phase de restauration de la gonade (Stade III C) affectant tous les tubules même ceux qui n'ont pas émis leurs gamètes ou ne les ont émis que partiellement. Dans ce dernier cas, la spermatogenèse va accumuler dans la lumière des tubules de nouvelles travées de spermatozoïdes repoussant en position centrale les gamètes émis. Chez les femelles, les ovocytes non émis deviennent atrésiques, puis se lysent, libérant ainsi des métabolites utilisés par la nouvelle génération d'ovocytes (LUBET et HERLIN, 1977). La phase de restauration s'installe progressivement en janvier et février ; elle affecte en mars environ 41% de la population et conduit en avril à un nouveau stade de maturité sexuelle (III_{A2}) qui peut être suivi d'une émission partielle de gamètes.

c) Fin du cycle sexuel annuel (Stade III_D) : La restauration de la gonade suivant cette émission est très faible (fin avril-mai) ; on observe des remaniements importants dans le manteau et la masse viscérale. Le diamètre des tubules gonadiques diminue, et les espaces intertubulaires sont occupés par de nombreux amoebocytes à partir desquels se différencient les cellules vésiculeuses et adipo-granuleuses du tissu de réserve (HOUTTEVILLE, 1974). Les ovocytes deviennent atrésiques et se lysent ; les spermatozoïdes disparaissent de la lumière des tubules qui est envahie d'amoebocytes. La lignée germinale, à la fin de cette évolution, n'est plus représentée que par des amas de spermatogonies et d'ovogonies. Le tissu de réserve se développe considérablement et comprime les tubules gonadiques ; il représente 7% du volume du manteau en avril et atteint 90% de celui-ci en juin.

2.2. Résultats du captage et de l'observation de la population.

Les observations effectuées pendant cinq années confirment les résultats précédents : pontes ou spermiations massives de la fin janvier à la fin février, période qui n'a pas varié de façon significative malgré quelques différences thermiques notées pendant la période étudiée. Les résultats du captage ont été très homogènes. Le naissain de moule commence à se fixer vers le 15 février. A partir du 15 mars on n'obtient pratiquement plus de fixations. Si l'on estime que la vie pélagique du mollusque s'étend entre 15 jours et 3 semaines, les observations précédentes permettront de situer les émissions de gamètes depuis la fin janvier jusqu'à la fin février. La ponte partielle d'avril, décelable par les observations histologiques, n'a pas jusqu'ici donné de naissain susceptible d'être capté sur collecteurs.

EN CONCLUSION : La période de recrutement, très brève dans le Lac de Bizerte, dure environ du 15 février au 15 mars ; pendant 5 années d'observations, elle n'a jamais varié dans le temps. Toutefois, l'abondance du naissain est telle qu'elle suffit à maintenir les populations naturelles et à fournir un captage de naissain important, d'excellente qualité, qui permettrait une extension considérable des parcs à moules. Les émissions de gamètes décelées en avril par les examens histologiques n'offrent aucun intérêt pratique et ne jouent vraisemblablement aucun rôle au niveau du recrutement. La période de repos sexuel, établie du mois de mai au mois d'octobre, est particulièrement longue.

3. COMPARAISON DES CYCLES SEXUELS de *Mytilus galloprovincialis* dans DIFFERENTES STATIONS DE L'AIRE DE REPARTITION GEOGRAPHIQUE DE L'ESPECE ; ACTION DE LA TEMPERATURE.

Bien que la nomenclature des stades de l'évolution du cycle de reproduction adoptée par les Auteurs ne soit pas homogène, l'étude des données histologiques permettent d'effectuer un recalage sur l'échelle proposée par CHIPPERFIELD et modifiée par LUBET (1959) ; des comparaisons sont alors possibles entre les différentes populations.

3.1. Durée du cycle sexuel :(Fig.3)

a) Domaine septentrional : -Royaume-Uni (SEED, 1971). Le cycle sexuel est pratiquement continu au cours de l'année avec une intensité affaiblie de septembre à décembre, bien que l'on rencontre pendant cette période des animaux mûrs. Le tissu de réserve atteint alors un maximum de développement, bien que la gonade soit toujours présente et fonctionnelle. Les dates des émissions sont très difficiles à déterminer et semblent étalées toute l'année avec toutefois une plus grande intensité à la fin du printemps et en été.

- France (Bretagne N.E., Normandie): Nous avons effectué un élevage de plusieurs milliers de *M.galloprovincialis* de 1975 à 1980 à St-Vaast la Hougue (Manche) à partir de naissain obtenu par fécondation artificielle (géniteurs de Galice). L'étude histologique du cycle sexuel, pendant 4 années, a montré l'existence d'un stade de repos sexuel très bref (25 jours environ de la mi-juillet à la mi-août) et d'une période de reproduction très étalée dans l'année avec pontes en automne, à la fin de l'hiver et au printemps.
Des résultats comparables ont été obtenus par l'étude d'une moulière naturelle située à Beg Leguer (Côtes du Nord - Baie de Lannion).

b) Domaine atlantique(France, Espagne, Portugal) : Les populations des stations océaniques du Golfe de Gascogne (LUBET, 1959) présentent également un cycle de reproduction pratiquement continu avec des émissions importantes en hiver, au printemps et au début de l'automne. La gonade se réduit mais peut encore demeurer fonctionnelle en juillet et août alors que se développe un abondant tissu de réserve. La durée de la période de repos sexuel est de 35 jours en moyenne.

Les populations du Bassin d'Arcachon (LUBET,1959) montrent un cycle très voisin mais la période de repos sexuel est nette avec réduction extrême de la gonade (amas de gonocytes) et développement maximum du tissu de réserve. L'arrêt de l'activité génitale a lieu de la fin juin au milieu du mois d'août (55 jours en moyenne). Les émissions principales se situent en automne, en hiver et au printemps. Un comportement identique a été mis en évidence pour les moulières naturelles ou les élevages de moules de la Galice (ANDREU, 1958 ; LUBET, 1959). Des pontes importantes pour le recrutement ont été signalées en automne et en hiver. Par contre,

les moulières de l'estuaire du Tage (1) situées dans la zone médiolittorale et soumises à des variations importantes des facteurs externes (en particulièr de la température), présentent un cycle sexuel plus réduit et une période de repos étalée (depuis la mi-juin jusqu'au début de septembre (80 jours en moyenne).

c) Domaine méditerranéen et adriatique : Le cycle sexuel des populations du nord de la Méditerranée (France, Italie) et de l'Adriatique (Yougoslavie) est superposable à celui qui a été décrit pour les côtes atlantiques : Bassin d'Arcachon, Galice : (RENZONI, 1961-1962 BOURCART et LUBET, 1963 ; HRS BRENKO, 1972). Deux émissions principales (automne et fin de l'hiver) assurent le recrutement, la durée de la période de repos sexuel couvre environ 50 jours.

d) Limite sud de l'aire (Tunisie) : La durée du cycle se réduit de façon spectaculaire ; elle est assez comparable à ce qui a été observé pour les moulières du Portugal(Tage). La ponte automnale disparaît, l'émission principale assurant le recrutement se situe en janvier-février. La période de repos sexuel s'allonge considérablement de fin mai à octobre : 120 jours en moyenne.

EN CONCLUSION, *M.galloprovincialis* présente, comme *M. edulis*, (LUBET, 1971, 1980) ou *Macoma calcarea* (VON OERTZEN, 1972), un cycle de reproduction printanier et estival dans la partie septentrionale de son aire. La durée de ce cycle va diminuer suivant un gradient latitudinal nord-sud ; un arrêt estival de l'activité sexuelle s'installe, puis s'amplifie vers le sud. L'effort de reproduction, très dispersé dans l'année (nord) va se réduire à 2 émissions principales (automne et hiver : Arcachon, Galice, Méditerranée septentrionale), puis à une seule ponte hivernale (Tunisie). La durée du repos sexuel, phase physiologique indispensable à l'accumulation des réserves permettant l'effort de reproduction varie également du nord au sud. Le tissu de réserve est toujours présent ; il peut coexister avec une gamétogenèse réduite (nord et stations océaniques du golfe de Gascogne) ou nulle dans les autres secteurs. La période de repos sexuel s'établit en été et dure de 35 à 55 jours (Arcachon, Galice, Méditerranée septentrionale) ; elle s'amplifie vers le sud de la fin du printemps à l'automne (Portugal : 2 à 3 mois, Tunisie : 3 mois ou plus).

3.2. Corrélations avec la température : Les températures moyennes de l'eau de mer des différentes stations et qui correspondent aux principales étapes de l'évolution sexuelle sont reportées dans le Tableau n° 2. Nous pouvons constater les faits suivants :

a) Le cycle sexuel se déroule normalement entre 7-8°C et 17-18°C. LUBET (1969), ILLANES (1979) ont pu montrer que la vitesse de la gamétogenèse ne présentait pas de différences significatives à 8-9°C ou 14-15°C, contrairement à ce qui se passe chez les *Ostreidae* ou les *Veneridae* où une augmentation de la température accélère la gamétogenèse et la réalisation de la maturité sexuelle. La notion de "day-degree" développée par BAYNE (1976) ne semble donc pas s'appliquer à *M. edulis* et *M. galloprovincialis*.

---

(1) Nous remercions Melle Rosana ALVES DOS SANTOS et le Professeur Luis SALDANHA des renseignements qu'ils ont bien voulu nous communiquer et de nous avoir autorisé à examiner leurs préparations.

b) Les pontes ou spermiations peuvent s'observer dans la nature entre 8°C et 16°C bien qu'expérimentalement nous ayons pu obtenir l'émission des gamètes jusqu'à une température de 23°C. La température minimum de ponte est donc beaucoup plus basse que pour les Ostreidae ou Veneridae ; elle permet l'extension vers le nord de M.galloprovincialis jusqu'à une limite qu'il conviendra de préciser.

c) A l'inverse, son extension vers le sud semble dépendre des températures estivales qui, atteignant une plage thermique (16-18°C), pourraient freiner puis arrêter la gamétogenèse. L'écart thermique moyen (été-hiver), semblerait aussi intervenir pour programmer la durée du repos sexuel, ce dernier étant de courte durée dans le domaine septentrional ou océanique lorsque l'écart thermique est faible et s'amplifiant progressivement vers le sud lorsque la valeur de l'écart thermique augmente. Une étude statistique a été effectuée pour essayer de confirmer ou d'infirmer cette dernière hypothèse. La corrélation entre la durée moyenne de la période de repos sexuel et l'écart thermique moyen annuel a été estimée à partir du suivi effectué sur 7 populations réparties d'une extrémité à l'autre de l'aire (Fig.1 et Tableau 3). Les valeurs retenues sont des valeurs moyennes portant sur des effectifs importants et sur plusieurs années. L'analyse de la corrélation entre les deux variables donne les résultats suivants : covariance(x,y)=87,96,coefficient de corrélation r = 0,95 ; limites de sécurité : 0,68 - 0,99. Il apparaît donc une corrélation positive très forte entre l'écart thermique moyen annuel et la durée moyenne de la période de repos sexuel : (Fig.4).

Enfin, il faut signaler (LUBET, 1959) que l'arrêt du cycle sexuel est plus important, dans une région donnée de l'aire de répartition pour les moulières soumises à des émersions constantes (marées) que pour celles constamment immergées soumises à des écarts thermiques plus faibles.

CONCLUSION : Les variations de la durée du cycle de reproduction de Mytilus galloprovincialis dans son aire de répartition sont comparables à celles de Mytilus edulis (LUBET, 1971, 1980) bien que M.galloprovincialis occupe un domaine bien méridional. Le facteur limitant son extension vers le sud semble être la température qui, supérieure à 16-18°C, freine, puis arrête le cycle sexuel. L'effort de reproduction, étalé dans l'année dans le domaine septentrional, se limite à deux ou trois pontes annuelles, puis à une ponte hivernale dans l'extrême sud de l'aire de répartition. Sa couverture énergétique est assurée par le développement du tissu de réserve dont le cycle est inverse de celui de la gonade (LUBET, 1959 ; LUBET et al., 1978). La durée de la période de repos sexuel où s'accumule les réserves semble proportionnelle à l'amplitude de l'écart thermique annuel de l'eau de mer.

REFERENCES

ANDREU, B., 1958 - Sobre el cultivo del mejillon en Galicia ; biologia, crescimento y produccion. Inv. Pesq., Vigo, 32 : 44-47.

BAYNE, B.L., 1976- Marine mussels, their ecology and physiology. Cambridge Univ.Press.

BOURCART, C. et LUBET, P., 1963 - Nouvelles observations sur la physiologie sexuelle de Mytilus galloprovincialis. C.R. Soc. Biol. Paris, 157 (11) : 1996-1998.

CHIPPERFIELD, P.N.J., 1953 - Observations on the breeding and on the settlement of Mytilus

edulis in the British waters. J. Mar.biol. Ass. U.K., 32 : 449-476.

HEPPER, B.T., 1957 - Notes on Mytilus galloprovincialis (Lmk) in Great Britain. J. Mar.biol. Ass. U.K., 36 : 33-40.

HOUTTEVILLE, P. 1974 - Contribution à l'étude cytologique et expérimentale du cycle annuel du tissu de réserve du manteau de la moule Mytilus edulis L. Thèse Doct.3ème cycle, CAEN, 98 p. 31 pl.

HRS BRENKO, M., 1972 - Reproductive cycle of the mussel (M. galloprovincialis) in northern Adriatic sea. Thalassia Jugosl., 7 : 1-21.

LUBET, P., 1959 - Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés (Moll. Bivalves). Mem. I.S.T.P.M., Paris, 23(4) : 396-545.

LUBET, P., 1970 - Cycles et rythmes sexuels chez les Mollusques Pelecypodes. Influence du milieu et étude expérimentale. Ann. Inst. Michel Pacha, 3 : 24-50.

LUBET, P., 1973 - Synopsis sur la biologie de la moule de Méditerranée M. galloprovincialis Synopsis F.A.O., 88 : 1-45.

LUBET, P., 1976 - L'espèce chez les Lamellibranches. S.Z.F. : Problèmes de l'espèce dans le règne animal. I : 341-368.

LUBET, P., 1979 - Action des facteurs internes sur la reproduction des Mollusques. Haliotis 10(2) : 89-90.

LUBET, P., 1980 - Action de la température sur le cycle de reproduction des Lamellibranches. Bull. Soc. Zool. France (sous presse).

LUBET, P. et CHOQUET, C., 1971 - Cycles et rythmes sexuels chez les Mollusques Bivalves et Gastéropodes. Haliotis : 1(2) : 129-149.

LUBET, P. et HERLIN-HOUTTEVILLE, P., 1977 - Rapports entre la lignée germinale et le tissu de réserve chez les Mollusques Lamellibranches. Ann. Soc. Fr. Biol. Dévelop., 1 : 21-22.

LUBET, P., HERLIN P., MATHIEU, M. et COLLIN F., 1978 - Tissu de réserve et cycle sexuel chez les Lamellibranches. Haliotis : 7 : 59-62.

RENZONI, A., 1961 - Variazioni istologiche stagionali delle gonadi di Mytilus galloprovincialis in rapporto al ciclo riproduttivo. Riv. Biol. Perugia, 54(1) : 45-58.

RENZONI, A., 1962 - Ulteriori dati sul ciclo biologico riproduttivo di Mytilus galloprovincialis., Ibid, 55 (1-2) : 37-46.

SEED, R., 1971 - A physiological and biochemical approach to the taxonomy of Mytilus edulis L. and Mytilus galloprovincialis (Lmk), from S.W. England. Cah. Biol. Marine, Paris, 12 : 291-322.

VON OERTZEN, J.A., 1972 - Cycles and rates of reproduction of six Baltic bivalves of different geographic origin. Marine Biology, 14 : 143-149.

TABLEAU N° 1

STADES SEXUELS	III D	0	I	II	III_{A1}	III_{A2}	III_B	III_C
JANVIER	-	-	-	8	32	47	2	11
FEVRIER	-	-	-	-	7	41	23	29
MARS	-	-	-	-	38	18	3	41
AVRIL	2	-	-	-	19	45	14	20
MAI	26	19	-	-	29	4	3	19
JUIN	16	68	-	-	14	1	-	1
JUILLET	-	100	-	-	-	-	-	-
AOUT	-	100	-	-	-	-	-	-
SEPTEMBRE	-	100	-	-	-	-	-	-
OCTOBRE	-	79	13	8	-	-	-	-
NOVEMBRE	-	-	3	85	11	1	-	-
DECEMBRE	-	-	-	36	48	15	1	-

STADES SEXUELS : *Mytilus galloprovincialis*, Bizerte.

Les chiffres n'ayant pas révélé de différences significatives entre les années, nous donnons ici la moyenne des pourcentages sur 4 ans (1977-1980).

TABLEAU n° 2.

STADES	III_D	0	I	II	III	Pontes ou Spermia-tions
S.W. du Royaume-Uni	16-17	17-14	-	-	8-17	de 8 à 17
B.de Lannion Manche Occidentale France	16-17	18-14	14	14-09	9-17	de 8 à 17
Arcachon (Océan) France	17	17-19,5	17	17-16	16-10-16	de 8 à 16
Arcachon (Bassin) France	16	17-21	18	17-12	12-9-16	de 8 à 16
Espagne Gallice (Vigo)	16-17	17-22	17	17-13	13-9-16	de 8 à 16
Portugal (Est. du Tage)	16-17	17-23	16	16-12	12-19-17	de 8 à 16
Toulon (France)	16-17	17-22	17	17-13	13-9-16	de 8 à 17
Bizerte Tunisie	16-17	17-24	17	17-12	12-9-14	de 9 à 14

TEMPERATURES

- Données thermiques correspondant aux différentes étapes du cycle sexuel de Mytilus galloprovincialis (Données des Auteurs complétées par nos observations).

TABLEAU n° 3

Population	Ecart thermique moyen Hiver-Eté	Durée moyenne en jours de la période de repos sexuel
Beg Leguer France (LUBET)	7°5	25
St-Vaast France (LUBET)	8°	25
Arcachon (Océan-LUBET (1959)	9°5	35
Arcachon (Bassin-LUBET 1959)	12°	55
Toulon (BOURCART et LUBET 1963)	12°5	50
Est du Tage Portugal (F. ALVES-LUBET)	14°	80
Rade de Bizerte Tunisie	16°	-

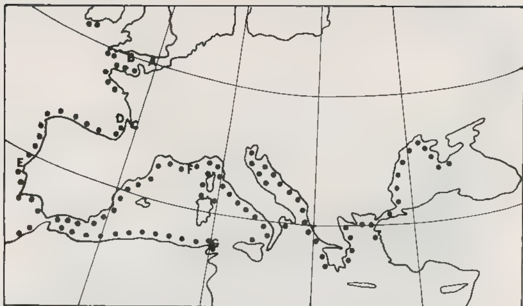
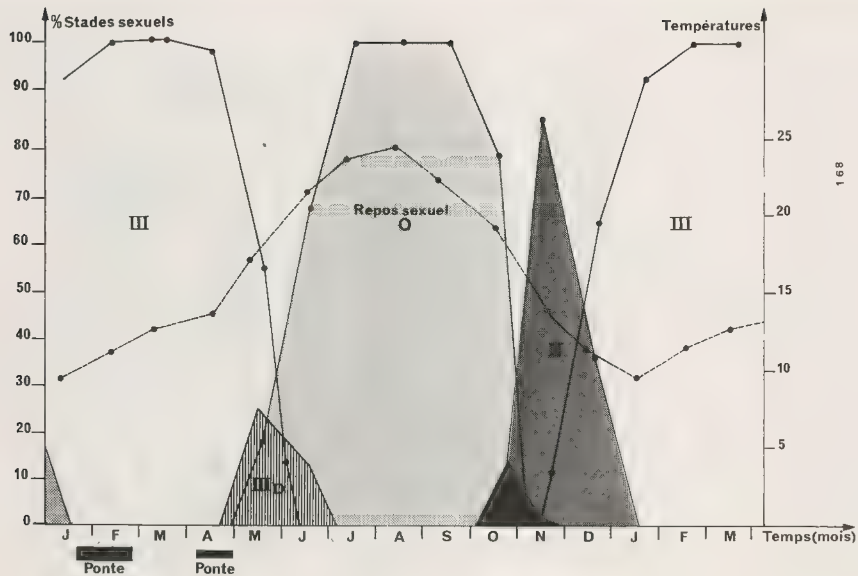


Fig. 1 : Répartition géographique de Mytilus galloprovincialis.
Les données du Tableau n° 3 correspondent aux stations étudiées par les Auteurs : A (St-Vaast la Hougue) ; B (Beg Leguer) ; C (Bassin d'Arcachon) ; D (Golfe de Gascogne au large du Bassin d'Arcachon) ; E (Estuaire du Tage); F (Rade de Toulon) ; G (Baie de Bizerte).

Figure 2 : Evolution de l'activité sexuelle de Mytilus galloprovincialis (Bizerte, Tunisie). Les pourcentages des stades dans la population et les températures correspondent aux moyennes des années 1977-1980.



% Stades sexuels
Températures
100
90
80
70
60
50
40
30
20
10
0
25
20
15
10
5
III
Repos sexuel
O
III
II
III D
J F M A M J J A S O N D J F M
Temps(mois)
Ponte
Ponte

Fig.2

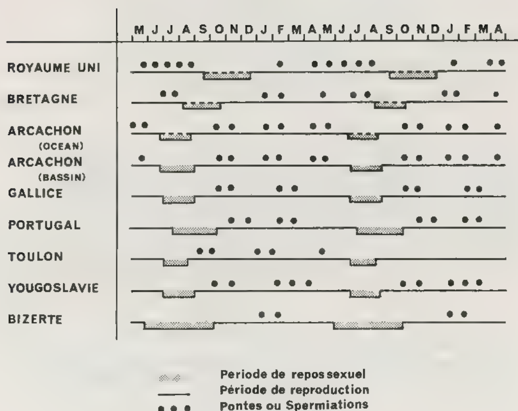


Figure 3 : Durée du cycle de reproduction et de la période de repos sexuel de Mytilus galloprovincialis, en différentes stations de son aire de répartition : (Royaume Uni : SEED 1971 ; Bretagne Nord : LUBET, 1970 ; Arcachon : LUBET, 1959 ; Galice : ANDREU, 1958, LUBET, 1959 ; Portugal : LUBET ; Toulon : BOURCART et LUBET, 1963 ; Yougoslavie : HRS BRENKO, 1972).

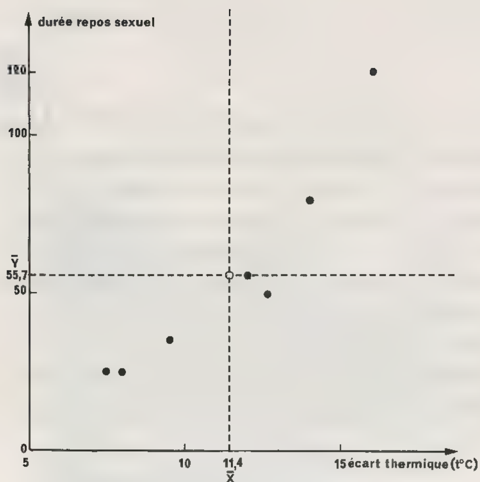


Fig.4 : Relation entre la durée de la période de repos sexuel et l'amplitude de l'écart thermique annuel (Les chiffres correspondent aux valeurs figurant dans le Tableau 3).

HALIOTIS, 11, 1981
p. 171 à 180

VITESSES D'INGESTION ET DE DIGESTION DU PHYTOPLANCTON OBSERVEES AU MICROSCOPE A EPIFLUORESCENCE CHEZ LES LARVES DE *MYTILUS EDULIS* (L.) (Bivalvia, Mollusca)

par
Albert LUCAS et Carlos RANGEL

Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences & Techniques
29283 BREST Cedex

ABSTRACT : Ingestion and digestion rates of phytoplankton observed by epifluorescence microscope in *Mytilus edulis* larvae (Bivalvia, Mollusca).

In the digestive tract of larvae, which have a transparent shell and tissues, the natural fluorescence of chlorophyll in monocellular algae may be observed by epifluorescence microscopy. In active larvae, the initial intensive fluorescence progressively decreases and disappears after some hours, by supposed effect of digestion. When the larvae are in sea water containing phytoplankton, ingestion and digestion take place continously. If the larvae are placed in filtered sea water after capturing food particles, one can measure the real duration of digestion of stomach content. In the present study, results obtained on *Mytilus edulis* larvae are given and discussed according to the age of the larvae, the species of monocellular algae and the temperature of water.

RESUME :

Le microscope à épifluorescence permet de reconnaître dans le tube digestif des larves, grâce à la transparence des tissus et de la coquille, la fluorescence naturelle de la chlorophylle des algues ingérées. Chez les larves actives, l'intense fluorescence initiale décroît puis disparait sous l'effet supposé de la digestion. Lorsque les larves se trouvent dans un milieu contenant du phytoplancton, ingestion et digestion sont continues. Par contre, si, après la prise de nourriture, les larves sont placées dans de l'eau de mer filtrée, on peut déterminer le temps de digestion du bol alimentaire. Le rythme observé par cette méthode varie considérablement en fonction de divers facteurs. Dans la présente étude, les résultats obtenus pour *Mytilus edulis*, en fonction de l'âge de la larve, de la nature de l'algue et de la température du milieu, sont exposés et discutés.

MOTS-CLES : Ingestion, grazing, digestion, rythme, transit alimentaire, épifluorescence, chlorophylle, larves véligères, moule, *Mytilus edulis*.

KEY-WORDS : Feeding, grazing, digestion rythm, epifluorescence, chlorophyll, veliger larvae, mussel, *Mytilus edulis*.

INTRODUCTION :

De nombreuses méthodes ont été mises au point pour évaluer l'ingestion et la digestion chez les larves de Bivalves, mais beaucoup d'entre elles présentent un inconvénient majeur.

Ainsi, pour l'ingestion, la méthode dite du "grazing" basée sur la variation de la concentration particulaire du milieu (WALNE, 1959 ; LE ROUX, 1975) n'est qu'une méthode par déduction, sans observation des larves et de ce fait incertaine. L'usage d'éléments radioactifs pour le marquage des particules alimentaires est sujette à des erreurs systématiques

difficiles à éliminer (CONOVER & FRANCIS, 1973).

La digestion peut être évaluée de façon indirecte par le dosage enzymatique, par exemple par la mesure de l'activité amylasique (SAMAIN & BOUCHER, 1974) à condition d'avoir une grande quantité de larves, ou de façon directe par observation du bol alimentaire, soit en microscopie photonique sur coupes semi-fines, soit en microscopie électronique à transmission (MASSON, 1975).

Parmi les méthodes énumérées, aucune n'est en même temps rapide et précise et n'évalue à la fois l'ingestion et la digestion, comme ce serait le cas, selon BABINCHAK & UKELES (1979), par la méthode d'observation au microscope à épifluorescence. Cette méthode, qui ne peut être appliquée qu'à une nourriture particulaire à chlorophylle intacte (ce qui est le cas pour des algues monocellulaires vivantes ou ayant subi la congélation ou la lyophilisation), a été utilisée dans la présente étude dans le but de mesurer les vitesses d'ingestion et de digestion de 5 algues monocellulaires vivantes par des larves de *Mytilus edulis*, en fonction de l'âge de la larve et de la température du milieu. Il est à noter que les algues ne sont pas décelables dans les larves avec un microscope ordinaire.

MATERIEL et METHODES :

Le microscope à épifluorescence : L'appareil utilisé était un microscope Bausch et Lomb type Balplan, équipé d'une lampe à mercure HBO de 50 W, d'un filtre lumière excitative FITC et d'un filtre de protection OG530. L'équipement photographique comportait un oculaire Wild x 6, un appareil Canon A.1, des films de 400 ASA (couleurs ou noir et blanc).

L'eau de mer : L'eau de mer utilisée dans les expériences provenait du Centre Océanologique de Bretagne, dont la prise d'eau est située dans le goulet de la rade de Brest. Elle était stockée dans une cuve de 3 m^3 et filtrée sous 10 bars de pression sur 2 filtres successifs : Cuno. Super Micro Wind de 5 µm et 1 µm de porosité puis un troisième filtre Cuno Zeta Plus Pre-Tek de 0,2 µm de porosité.

L'absence d'algues monocellulaires dans l'eau de mer filtrée était vérifiée au microscope à épifluorescence. S'il y avait présence d'algues, une nouvelle filtration avait lieu. Cette eau de mer filtrée sur 0,2 µm et dépourvue d'algues monocellulaires, est désignée "eau de mer filtrée" dans la suite de l'exposé.

Les algues monocellulaires : Le milieu de culture des algues était celui décrit par WALNE (1966). Ce milieu, ainsi que les récipients utilisés, étaient préalablement stérilisés par passage à l'autoclave à 120°C pendant 45 minutes.

Les algues monocellulaires ont été fournies par le Laboratoire de Milford (Dr. R. UKELES). Elles ont été cultivées en milieu axénique dans des Erlenmayers contenant 200 ml, qui constituaient les cultures de base. A partir de celles-ci, des Erlenmeyers de 5 l ont été ensemencés, où un bullage assurait le brassage. L'axénie de la culture a été supprimée par ce bullage et une certaine quantité de bactéries se sont développées avec les algues, sans toutefois atteindre des densités excessives (vérification de routine).

Chaque densité algale a été déterminée par moyenne de 3 comptages à la cellule de Malassez. L'état de pureté des cultures a été vérifié au microscope à épifluorescence (absence d'algues étrangères, de particules mortes etc...).

Les algues utilisées ont été :

ESPECE	GROUPE SYSTEMATIQUE	DIMENSION (en µm)
Monochrysis (Pavlova) lutheri	Chrysophytes - Chrysophycées	4
Isochrysis galbana	Chrysophytes - Haptophycées	3
Phaedactylum tricornutum	Chrysophytes - Diatomées	5 - 20
Skeletonema costatum	Chrysophytes - Diatomées	5 - 10
Dunaliella primolecta	Chlorophytes - Euchlorophycées	8

Les larves : Les larves ont été obtenues à partir de la ponte induite de géniteurs conditionnés au laboratoire ou récoltés dans la nature en état de maturité. Pour chaque série expérimentale les larves utilisées provenaient d'un seul couple de géniteurs. Les adultes, appartenant à l'espèce *Mytilus edulis*, étaient originaires de la rade de Brest.

Les méthodes d'induction de la ponte et d'élevage larvaire ont été conformes à celles décrites par LUCAS et al., 1976. Toutes les filtrations de larves ont été effectuées sur filtre de 40 µm de maillage. Les comptages des larves ont été effectués à partir d'un triple prélèvement en milieu homogénéisé. La taille des larves D (30 à 40 jours-degrés) était de 112-117 µm et celles des prodissoconques d'une semaine (160 jours-degrés) de 145-162 µm.

Echelle qualitative : Pour exprimer l'évolution de la fluorescence des algues dans le tube digestif des larves, il est possible d'établir des stades arbitraires. Ceux définis par BABINCHAK & UKELES (1979), pour traduire la vitesse d'ingestion et de digestion, ont été adoptés ici. Ils se résument ainsi :

STADE	1	2	3	4
DEFINITION	Algues entières	Algues lysées	Algues digérées	Etat de vacuité
REMARQUE	Fluorescence rouge intense, contour des algues bien marqué, ce qui montre qu'elles sont intactes.	Présence d'algues intactes et d'algues lysées, la chlorophylle apparaissant alors diffuse et plus rose, voire orangée.	Pas d'algues intactes. La fluorescence est diffuse, elle vire à l'orange, parfois au jaune.	Pas de fluorescence ou seulement des taches minimes de fluorescence.

Echelle quantitative : Une échelle permettant d'exprimer la quantité de cellules algales ingérées par les jeunes véligères (ou larves D) a été mise au point dans la présente étude, par subdivision du stade 1 de l'échelle de BABINCHAK & UKELES :

Désignation du stade	1a	1b	1c
Ration ingérée	faible	moyenne	élevée
Nombre de cellules	1 à 9	10 à 19	20 et plus

Cette échelle n'est pas applicable aux larves plus âgées.

Méthode de prélèvement : A chaque prélèvement, une centaine de larves environ étaient prélevées dans chaque récipient expérimental par pipetage et conservées dans de l'eau de mer formolée à 2 %. Celle-ci était filtrée par dépression, créée par trompe à eau, sur filtres Nuclépore, de polycarbonate de 25 mm de diamètre et 12 µm de porosité, préalablement colorés selon la méthode de HOBBIE & al. (1977). Les filtres Nuclépore étaient placés sur une lame histologique, imbibée d'huile minérale. Les préparations ont été observées immédiatement ou, au plus, quelques heures après leur confection.

Protocole expérimental : Des expériences préliminaires, où les larves étaient maintenues dans une eau de mer contenant du phytoplancton, ont montré la prédominance constante du stade 2, ce qui laisse préjuger que l'ingestion et la digestion étaient continues dans ces circonstances. Aussi, pour pouvoir suivre la vitesse de digestion d'un bol alimentaire, le protocole suivant a été adopté.

Des larves à jeûn étaient placées, à raison de 20 larves ml^{-1} dans des récipients expérimentaux contenant 1 l d'eau de mer filtrée. Au début de l'expérience, une suspension d'algues monocellulaires était versée dans les récipients expérimentaux, de façon à obtenir une densité algale de 10^5 cellules ml^{-1}. Ensuite, des prélèvements de larves avaient lieu toutes les 15 minutes pour déterminer l'état d'ingestion. Lorsque l'ingestion était terminée pour la majorité de la population larvaire, celle-ci était transférée, après filtration et rinçage à l'eau de mer filtrée, dans un récipient expérimental dépourvu de phytoplancton. Dès lors, les prélèvements étaient effectués au rythme d'un par heure, pour observer l'aspect de la ration initiale.

Chaque cas expérimental a été effectué en double, dans deux récipients expérimentaux identiques. Si les résultats obtenus entre les doublets avaient été discordants, l'expérience correspondante aurait été annulée, mais ce cas ne s'est pas présenté. A chaque prélèvement, sauf rares exceptions, au moins 30 individus ont été examinés. Les résultats ont été exprimés en pourcentages calculés à partir de ceux de chaque doublet. La température de l'eau de mer a été maintenue constante par thermorégulation du local d'expérience.

RESULTATS :

Il n'est pas possible de donner les résultats détaillés de toutes les expériences, par suite de leur nombre élevé. Toutefois, les résultats de trois expériences caractéristiques seront étudiés en détail, en raison de l'intérêt d'une telle analyse. Les résultats des autres expériences seront fournis globalement.

Résultats détaillés de 3 expériences : Les larves étaient issues des mêmes géniteurs, ce qui élimine les facteurs génétiques et élevées dans les mêmes conditions, ce qui élimine l'influence de l'état physiologique des larves (expériences des 19 et 20 janvier 1981).

Deux lots ont été élevés à 10°C et ont été expérimentés 3 jours après la fécondation (les larves ayant alors 30 degrés-jours). Certaines larves ont été nourries avec *Monochrysis lutheri* (Fig. 1), d'autres avec *Isochrysis galbana* (Fig. 2). Nourries pour la première fois au départ de l'expérience, les jeunes larves ont à nouveau été nourries lorsque, parmi elles, il y en avait 80 % qui avaient atteint le stade 3 ou 4.

Dans les deux cas, au premier nourrissage, environ 10 % des larves sont restées à jeûn, tandis qu'au second nourrissage la quasi totalité des larves s'est nourrie.

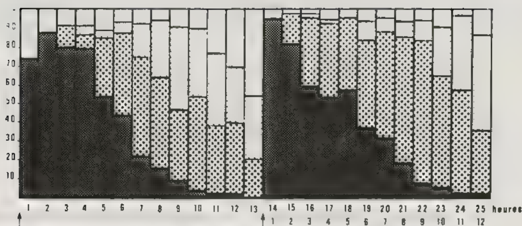


FIGURE 1 - VALEURS RELATIVES (%) DES STADES 1 à 4 DANS DES ELEVAGES à 10°C NOURRIS DE *MONOCHRYSIS LUTHERI*.

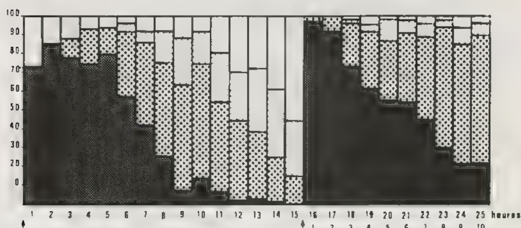


FIGURE 2 - VALEURS RELATIVES (%) DES STADES 1 à 4 DANS DES ELEVAGES à 10°C NOURRIS DE *ISOCHRYSIS GALBANA*.

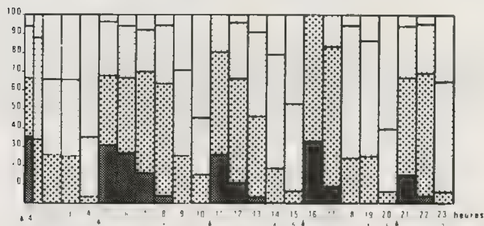


FIGURE 3 - VALEURS RELATIVES (%) DES STADES 1 à 4 DANS DES ELEVAGES à 20°C NOURRIS DE *MONOCHRYSIS LUTHERI*

STADES 1 2 3 4

LES FLECHES INDIQUENT LES APPORTS DE NOURRITURE

Dans les deux cas, l'allure des histogrammes est très comparable au premier et au second nourrissage, avec cependant une ingestion un peu plus lente au premier nourrissage qu'au second et, correlativement, une digestion légèrement plus rapide au premier qu'au second. Le temps de digestion à 80 % est atteint en 13 h avec *M. lutheri* et 15 h avec *I. galbana.*

La troisième expérience (Fig. 3) a eu lieu à 20°C, sur des larves de 2 jours (c'est-à-dire de 40 degrés-jours) nourries avec *Monochrysis lutheri*. En procédant à un nourrisage lorsque 80 % des larves ont atteint le stade 3 ou 4, on constate qu'en 23 h, il a fallu nourrir 5 fois les larves, qui, en moyenne, ont mis 5 h pour atteindre ce niveau de digestion. Ainsi, avec *M. lutheri* et pour les larves considérées, la digestion est 2,6 fois plus rapide à 20°C qu'à 10°C.

Remarques sur l'âge de première prise de nourriture :

Sur le tableau 1, on constate que les larves âgées de 30 degrés-jours absorbent peu de nourriture, aucune n'atteignant la ration élevée. Corrélativement, dans ce lot, 27 % des larves ne se sont pas nourries.

Par contre, la majorité des larves de 40 degrés-jours, pour les 3 algues utilisées, absorbent une forte ration quelle que soit la température d'expérience et très peu d'entre elles restent à jeûn.

Géniteurs	Age des larves (degrés-jours)	Température d'expérience	Algues fournies	Proportion (%) des rations observées au stade 1		
				1a	1b	1c
T3	40	20	Mono	36,8	63,2	0
T2	30	10	Mono	92,3	7,7	0
T2	30	10	Iso	64,0	36,0	0
T2	40	20	Mono	0	6,3	93,7
R1	40	20	Mono	2,1	18,7	79,2
R1	40	20	Iso	2,1	27,1	70,8
R1	40	10	Mono	0	4,5	95,5
R1	40	10	Mono	4,3	18,3	76,8
R1	40	10	Iso	0	5,6	94,4
R1	40	10	Duna	9,3	35,9	54,6

TABLEAU 1 – Importance de la ration absorbée par des larves D de *Mytilus edulis*. Tous les géniteurs proviennent de la rade de Brest, ceux qui ont la lettre T proviennent du Tinduff, la lettre R de Rosermeur. Le compage a eu lieu après 15 minutes pour les élevages à 20°C et après 60 minutes pour les élevages à 10°C.

On constate ainsi, qu'il existe un âge physiologique critique qui doit être atteint pour que la prise de nourriture soit générale et intense.

Cependant, chez certaines populations de larves âgées de 40 degrés-jours, dont la morphologie et l'activité motrice étaient normales, on a pu constater une forte proportion d'individus qui n'absorbaient pas de nourriture : ce fut le cas pour tous les individus du lot T1. Dans le lot T3, 21 % des larves sont demeurés à jeûn et parmi celles qui se sont nourries, aucune n'a été capable d'absorber une forte ration. De telles populations ont péri-

clité 2 à 3 jours plus tard. La cause d'un tel comportement reste jusqu'à présent inexpliquée. Cette déficience, qui a surtout été observée en hiver, pourrait provenir d'un mauvais conditionnement des géniteurs.

En tout état de cause, l'observation du taux d'ingestion sur un échantillon larvaire est une manipulation très rapide, qui renseigne d'avance s'il convient ou non de conserver un élevage.

Ingestion et digestion chez les larves âgées :

D'après le tableau 2, on constate qu'à 2 exceptions près, les temps de digestion sont du même ordre que chez les jeunes larves. Mais il faut préciser que la quantité d'algues ingérées est considérablement plus élevée.

Les deux exceptions concernent la digestion,par des larves de 15 jours, des algues *Dunaliella primolecta* & *Skeletonema costatum*. Cette laborieuse digestion avait été précédée par une ingestion excessive : on peut dans ce cas évoquer une sorte d'"indigestion".

Age (jours)	8	8	8		15	15	15	15
Algues fournies	Mono	Iso	Duna		Mono	Phaeo	Duna	Skeleto
Durée (heures)	4	5	9		4	4	32	33

TABLEAU 2 - Durée nécessaire pour que 80 % de la population atteignent les stades 3 ou 4 chez des larges âgées. Toutes les expériences ont été effectuées sur des larves issues des géniteurs T4. La température d'élevage et d'expérience a toujours été de 20°C.

Influence des espèces d'algues :

Chez les jeunes larves, 3 espèces ont été bien ingérées et digérées : *M. lutheri*, *T. galbana*, *D. primolecta*. Par contre, *P. tricornutum* n'a été absorbé qu'en très faible quantité par une minorité de larves D. Mais cette algue a été très bien ingérée et digérée par des larves de 15 jours, issues des mêmes géniteurs (Tableau 2).

Variabilité des résultats :

Dans une même population larvaire, tous les individus n'ont pas le même comportement comme l'attestent les figures 1 à 3. Des expériences similaires effectuées sur des lots de larves d'origine différente (ayant donc un génome différent, mais aussi un état écophysiologique différent) ont montré des variations notables dans leurs temps de digestion (Tableau 3).

Géniteurs	Age des larves (jours)	Température d'expérience	Algues fournies	Durée (heures)
T2	2	20	Mono	5
T2	2	20	Iso	7
T2	3	10	Mono	13
T2	3	10	Iso	15
R1	2	20	Mono	9
R1	2	20	Duna	8
R1	4	10	Duna	18

TABLEAU 3 - Durée nécessaire pour que 80 % de la population atteignent les stades 3 et 4 chez des larves D.

DISCUSSION :

Validité de la méthode :

Après avoir observé pour ce travail, environ 10 000 larves de *Mytilus edulis* en élevage, on peut assurer que le microscope à épifluorescence est un moyen sûr et rapide d'observation et de quantification du phénomène d'ingestion d'algues monocellulaires pourvues de chlorophylle. Il n'y a aucun doute sur l'existence ou l'absence de ces algues dans la cavité stomacale. Leur dénombrement, chez les larves D, est possible dans la mesure où chaque algue est individualisable lorsqu'on a recours à un grossissement de 400. Chez des larves plus âgées, le dénombrement n'est plus possible en raison de la superposition de plusieurs couches d'algues dans l'estomac. Une échelle plus approximative du taux d'ingestion pourrait cependant être élaborée en fonction de la surface de la zone fluorescente, mais elle ne l'a pas été dans le présent travail.

Si l'ingestion est directement interprétable par observation de la fluorescence, il n'en est pas de même de la digestion. L'échelle de BABINCHAK & UKELES est basée sur l'existence d'une relation étroite entre un type de fluorescence et un stade de digestion. Or cette interprétation repose sur un certain nombre d'hypothèses qui n'ont pas été soulignées par ces auteurs :

1. Il faut admettre que les cellules algales ingérées ne sont pas éliminées par égestion, c'est-à-dire intactes ou peu dégradées.
2. Il faut admettre que l'aspect "flou" de la fluorescence correspond à une destruction de la paroi cellulaire et de celle des chloroplastes et que le changement de longueur d'onde de la fluorescence observée, puis la disparition de la fluorescence, correspondent à des transformations chimiques successives de la chlorophylle.
3. Si l'on parle de digestion des algues, on doit admettre que la chlorophylle est un indicateur de la digestion concomitante des autres substances contenues dans la cellule algale, notamment des réserves glucidiques.

Pour vérifier toutes ces hypothèses, il serait nécessaire d'approfondir d'une part les conditions de fluorescence chlorophyllienne (en fonction du pH notamment), d'autre part d'observer, en particulier à l'aide de l'histologie et de l'histoenzymologie, ce qui se passe dans l'appareil digestif de la larve, pour chacun des stades définis par BABINCHAK & UKELES.

Cependant, un certain nombre de faits plaident en faveur de l'interprétation de BABINCHAK & UKELES :

1. Ces auteurs ont montré que le taux de croissance larvaire était fonction de l'activité digestive observée au microscope à épifluorescence. En particulier la croissance des larves qui ingèrent *Chlorella autotrophica* mais ne la "digèrent" pas, est similaire à celle des larves non nourries.
2. Les résultats obtenus par BABINCHAK & UKELES, comme ceux obtenus dans le présent travail, montrent que le phénomène de fluorescence vire puis disparaît en un temps qui, dépendant de la température, est compatible avec une lyse des cellules algales.

3. Les expériences de longue durée, présentées ici, ont montré qu'après l'état supposé de digestion terminée pour 80 % des larves, une ingestion aussi conséquente que la précédente pouvait avoir lieu, et ceci plusieurs fois de suite.

Il y a donc une forte présomption pour que les stades de BABINCHAK & UKELES correspondent bien à des étapes de la digestion algale par les larves.

Comparaison des résultats :

L'âge physiologique de la larve pour la première prise de nourriture a rarement été précisé par les auteurs antérieurs. Ainsi UKELES (1975) indique que le nourrissage peut commencer à 24 ou 48 heures, mais ne précise pas à quelle température.

Pour les larves D, les résultats obtenus confirment des faits bien établis, comme la bonne ingestion et digestion de *M. lutheri* et *I. galbana*. Ils précisent le mécanisme de rejet de *P. tricornutum* et montrent la bonne utilisation de *D. primolecta*, ce qui confirme les résultats de LE ROUX (1975), alors que deux espèces voisines, *D. euchlora* et *D. tertiolecta*, étaient considérées comme de médiocres aliments par WALNE (1970).

Pour les larves plus âgées, il a été confirmé que *P. tricornutum* pouvait être ingéré et digéré de la même manière que *I. galbana* et *M. lutheri*. Ceci confirme les résultats de WILSON (1978) mais s'oppose à ceux d'autres auteurs, notamment DAVIS & GUILLARD (1958), WALNE (1963), BAYNE (1965).

CONCLUSION :

L'observation des larves au microscope à épifluorescence est un moyen de renouveler le problème crucial de la valeur nutritive des algues monocellulaires de culture. Les résultats acquis sur l'ingestion sont incontestables ; par contre, la relation directe entre la nature de la fluorescence et les stades de digestion dans la larve reste encore à prouver directement. Jusqu'ici seuls des arguments indirects ont pu être avancés pour étayer une telle interprétation. Cependant, compte-tenu des résultats acquis, il apparaît déjà que l'épifluorescence est une méthode fructueuse et efficace, dans la mesure où les observations se font directement à l'intérieur de l'animal. Enfin sa simplicité d'emploi devrait assurer son succès.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES :

BABINCHAK J. et UKELES R., 1979 - Epifluorescence microscopy, a technique for the study of feeding in *Crassostrea virginica* veliger larvae. *Mar. Biol.*, 51 : 69-76

BAYNE B.L., 1965 - Growth and delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.). *Ophelia*, 2 : 1-47

CONOVER R.J. et FRANCIS V., 1973 - The use of radioactive isotopes to measure the transfer of materials in aquatic food chains. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 18 : 272-283

DAVIS H.C. et GUILLARD R.R., 1958 - Relative value of ten genera of microorganisms as food for oyster and clam larvae. *U.S. Fish Wildl. Serv. Fish. Bull.*, 136 (58) : 293-304

HOBBIE J.E., DALEY E.J. et JASPER S., 1977 - Use of nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Env. Microbiol.*, 33 : 1225-1228

LE ROUX S., 1975 - Valeur comparée de diverses algues monocellulaires pour l'alimentation des larves de *Mytilus edulis* (L.) en élevages expérimentaux. *Thèse 3è cycle, Univ. Brest* : 103 p.

LUCAS A., LE PENNEC M., PRIEUR D. et LE ROUX S., 1976 - Elevages expérimentaux de larves de mollusques marins. *Publ. Lab. Zool., Univ. Brest* : 25 p.

MASSON M., 1975 - Etude expérimentale de la croissance et de la nutrition de la larve de *Mytilus galloprovincialis* (Lmk). Mollusque pélécypode. *Thèse 3è cycle, Univ. Caen* : 125 p.

SAMAIN J.F. et BOUCHER L., 1974 - Dosage automatique et simultané de l'amylase et des protéines du zooplancton. *Ann. Inst. Océanogr. Paris*, 50 : 199-205

UKELES R., 1975 - Views on Bivalve larvae nutrition. *Proc. 1st Int. Conf. Aquaculture Nutrition, October 14-15* : 127-162

WILSON J.H., 1978 - The food value of *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin to the larvae of *Ostrea edulis* L. and *Crassostrea gigas* Thunberg. *Aquaculture*, 13 : 313-323

WALNE P.R., 1959 - Some observations on the feeding behaviour of oyster (*Ostrea edulis*) larvae and their relation to rearing problems. *Proc. 15th Int. Congr. Zoology, London* : 234-236

WALNE P.R., 1963 - Observations on the food value of seven species of algae on the larvae of *Ostrea edulis. J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 43 : 767-780

WALNE P.R., 1966 - Experiments in the large scale culture of the larvae of *Ostrea edulis* (L.). *Fish. Investigations, ser. 2*, 25 : 1-53

WALNE P.R., 1970 - Present problems in the culture of the larvae of *Ostrea edulis. Helgol. Wiss. Meeresunters*, 20 : 514-925

HALIOTIS, 11, 1981
p. 181 à 195

SURVOL DE LA MINERALISATION CHEZ LES UNIONIDAE

par

Henri P. PETIT, Dr.Sc.; Ph. D.
Baylor College of Dentistry (Dallas)
Baylor University (Waco)
Dallas Museum of Natural History

adresse : Baylor College of Dentistry
3302 Gaston Avenue
Dallas, Texas, 75246
USA

ABSTRACT

The mineralization process has been investigated in several Unionid Mussels . After a first approach, essentially at a morphological level, with the help of the electron microscope, fine amino-acid analyses provide some new information which help to understand the specific role of matrices in the elaboration of the specific structures of the shell .

Morphogenetic roles are assigned to each specific layer of the periostracum .

RESUME

De précédent travaux ont montré le rôle spécifique des couches du périostracum chez les moules Unio . Une première étude morphologique ultrastructurale a été confirmée par des analyses des composants matriciels isolés .

Il apparait que des amino-acides spécifiques au sein des glycoprotéines matricielles dirigent l'élaboration de structures spécifiques au cours de la morphogénèse de la coquille .

MOTS CLES : Mollusques, Unionidae, Périostracum, Minéralisation, Matrices.

INTRODUCTION .

L'étude de la minéralisation chez les Mollusques a fait l'objet de nombreuses études depuis deux siècles . Cependant, l'accord est loin d'être fait tant les résultats diffèrent selon les méthodes utilisées, tant le processus de biominéralisation est complexe et divers et les structures minéralisées variables selon leur fonction . C'est ainsi qu'il est difficile de comparer des résultats concernant la masse calcaire qui protège l'animal, prise comme un tout, et les résultats obtenus précisément au bord formateur des valves, à la face interne des valves, au niveau du myostracum où s'insèrent les adducteurs, à l'insertion si spéciale du muscle palléal, au niveau des dents, du ligament minéralisé etc...qui sont autant de structures élémentaires fonctionnelles bien caractéristiques dans l'ensemble de la coquille .

Depuis 1974, nous avons entrepris une série d'études systématiques sur la

minéralisation, ou, mieux, la morphogénèse de la coquille, en nous limitant à quelques Unionidae comme Amblema, Quadrula, Lampsilis . A la lumière de ces recherches morphologiques et biochimiques comprenant l'analyse des matrices et l'identification des formes cristallines confrontées à l'observation ultrastructurale des tissus non-déminéralisés, nous avons pu arriver à des conclusions partielles qui nous autorisent maintenant à présenter une tentative de synthèse, brossant le tableau plus général de la formation coquillière chez les Unionidae .

GENERALITES

Le processus d'élaboration de la coquille protectrice chez Amblema est un processus d'association de calcium et de carbonate selon des ORGANISATIONS STRUCTURALES VARIEES . La masse de nacre diffère des couches prismatiques qui elles-mêmes diffèrent des couches myostracales ou des parties calcifiées du ligament . Et, cependant, l'analyse par diffraction des rayons-X indique une composition analogue : de l'ARAGONITE .

Il est nécessaire dès lors, d'envisager une révision de nos concepts, car morphologiquement et physiologiquement, il y a des différences fondamentales entre nacre, prismes , myostracum et ligament : le phénomène physique de la nucléation "in vitro" ne rend pas compte du phénomène biologique . Si le minéral est commun, les matrices sont, elles, bien différentes et, dès lors, c'est par l'examen des matrices avec leurs cristaux associés que nous devons commencer l'étude des structures minéralisées de la coquille pendant la morphogénèse . Quel est le rôle de ces matrices ? Quelle est leur origine ? A quel moment précis de la morphogénèse jouent-elles un rôle actif ? Ce sont autant de questions auxquelles nous commençons seulement de répondre et qui seules peuvent nous aider a interprêter le phénomène de la biominéralisation chez les Bivalves, dans son ensemble .

MATERIEL ET METHODES

Pour tenter de répondre à ces interrogations, il faut établir des protocoles expérimentaux appropriés .Nous avions l'habitude de considérer le minéral seul, en conséquence il est classique de "digérer" les matrices par action de bases fortes pour laisser apparaître les structures minérales libérées de leur gangue protéoglucidique . Cette méthode n'est plus à l'abri de reproches et nous avons pu observer que le minéral ainsi isolé peut être altéré en sur-

face et présenter une transformation en hydroxyde de calcium qui change l'aspect morphologique au niveau des ultrastructures . Une fixation préalable à l'osmium prévient certaines de ces réactions et aide à observer des structures minéralisées que la méthode des poudres (diffraction des Rayons-X) authentifie comme de l'aragonite .

La dissolution des cristaux d'aragonite par les acides forts, ou, la chélation laisse apparaitre des sacs ou des réseaux matriciels extrêmement précis dont la signification n'est pas élucidée .

Il reste l'observation directe des tissus non-déminéralisés et ce n'est pas chose facile, même si l'avénement et l'usage courant des couteaux de diamant en ultra-microtomie l'a rendue possible et...là encore, il faut tenir compte d'éventuels artéfacts tels que la dissociation des cristaux sur l'interface de flottage du couteau de l'ultra-microtome .

Certaines colorations ou marquages spécifiques aident considérablement dans l'interprétation des ultrastructures . Nous avons utilisé la fixation à l'osmium-pyroantimoniate de potasse dont l'affinité pour le calcium a fait un outil remarquable . Ses résultats, quoique non-spécifiques, confrontés aux résultats donnés par la microsonde électronique apportent bien des réponses à nos questions .

Enfin, l'emploi de marqueurs biologiques comme les tétracyclines (Déclomycine) permettent une appréciation dynamique de la minéralisation dans le temps .

Au total, les méthodes utilisées pour étudier la biominéralisation des coquilles de quelques Unionidae comprennent :

1) de simples dissections, des dissections fines avec l'aide de micromanipulateurs et microscope photonique et des dissections ultrafines avec des micromanipulateurs dans la colonne du microscope électronique à balayage .

2) des coupes fines à la scie diamantée (Isomet de Buehler) suivies d'une observation au microscope photonique avec ou sans polarisation(examinées en épi-illumination ou épi-fluorescence). Certaines coupes ont été observées avec l'aide du microscope électronique à balayage .

des coupes ultrafines en des endroits selectionnés en vue d'une observation au microscope électronique à transmission .

3) les identifications minérales, chimiques, physiques (diffraction des

rayons-X, méthode des poudres) .

4) l'identification des résidus matriciels : analyse des amino-acides en très petite quantité (microgrammes) .

5) le marquage biologique de la croissance par les tétracyclines (Déclomycine). L'observation a été effectuée en épifluorescence avec l'aide de filtres appropriés .

6) les préparations histologiques par congélation avec ou sans post-fixation osmique .

les préparations histochimiques avec des marqueurs spécifiques du calcium .

les préparations histochimiques ultrastructurales, fixation à l'osmium pyroantimoniate .

Des contrôles ou témoins ont été préparés simultanément et les observations ont toujours été dirigées logiquement, de la structure anatomique visible à l'oeil nu, vers l'entité ultrastructurale, sans jamais négliger l'intermédiaire microscopique, évalué sur des coupes fines colorées au Paragon, pour chaque échantillon sectionné par ultramicrotomie .

RESULTATS

Le processus de minéralisation chez Amblema et les autres Unionidae étudiées apparaît comme une série d'événements qu'il serait simpliste de confondre avec le phénomène physique de cristallisation "in vitro" . Il s'agit, répétons-le d'un phénomène biologique .

Il peut être intéressant de dissocier les EVENEMENTS PREPARATOIRES qui interviennent au sein même des tissus du Mollusque (ceux-ci tiennent compte de la sélection des ions, de leur dosage et de leur transport vers l'endroit à minéraliser), de tous les EVENEMENTS DE CONSTRUCTION STRUCTURALE qui établissent les tissus minéralisés que nous venons d'évoquer (nacre, prismes, myostracum, etc...) . Ces derniers contrôlent l'organisation tridimensionelle des tissus a-cellulaires...à distance des cellules formatrices du manteau du Mollusque .

A) LES EVENEMENTS PREPARATOIRES

Les événements préparatoires peuvent eux-même être dissociés en plusieurs séquences :

1) LA SELECTION DES IONS par des cellules spécifiques que sont les cellules à calcium ou les amoebocytes .

2) L'ASSOCIATION du CALCIUM et du CARBONATE grâce à des productions de l'appareil de Golgi, semblables à des vésicules matricielles (matrix vesicles) . Là, le carbonate, le calcium et une matrice de transport sont prédosés sous forme de sphérites qui sont capables de transiter et de rendre leur contenu en des lieux spécifiques .

3) LE TRANSPORT . Le transport des vésicules matricielles et des sphérites semble se faire soit par le truchement des amoebocytes ou par le simple écoulement dans les sinus du manteau . Ce transport est un phénomène réversible apportant ou prélevant le matériel minéralisable de la membrane basale des cellules épithéliales du manteau (face externe ou face interne) vers la circulation générale et les branchies et vice et versa . Ceci représente ce que nous appelons le TRANSPORT SOMATIQUE .(Fig 1) .

Un autre transport de matériel minéralisable est nécessaire pour apporter les éléments essentiels à la face externe des cellules épithéliales de la face externe du manteau . C'est un transport INTERCELLULAIRE . Il peut être observé aussi bien au niveau des cellules épithéliales de la face externe du manteau qu'au niveau des cellules épithéliales des deux parois du sillon périostracal . (Fig 1). Les membranes basales, chargées de calcium et de carbonate délivrés par les sphérites, transportent ces matériaux au niveau des glycocalix recouvrant les microvillosités de la face externe des cellules épithéliales . Il ne semble pas qu'il y ait de transport intracellulaire important à ce niveau . Le marquage de l'osmium-pyroantimoniate met en évidence un transport exclusivement membranaire .

L'association CALCIUM plus CARBONATE est maintenant à pied d'oeuvre dans l'enduit glycoprotéique à la surface externe du manteau, au niveau des deux versants du sillon périostracal et à la surface de la couche épithéliale de l'isthme palléal, faisant face au ligament .

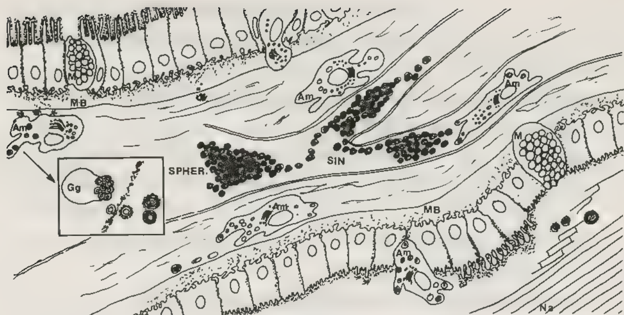


Figure 1.
Les Evénements Préparatoires : Am, Amoebocyte ; Gg, Granule Golgien
SPHER., Sphérites ; SIN.,Sinus ; M., Cellule à Mucus , Na, Nacre
MB., Membrane Basale .
Les pointillés montrent le marquage du calcium à l'Os-Pyroantimoniate.

B) LES EVENEMENTS DE CONSTRUCTION MINERALE STRUCTURALE .

Les événements de construction structurale sont différents selon les régions des valves que l'on étudie .

1) FACE INTERNE DES VALVES . (Fig. 2) .

Pour l'élaboration des appositions nacrées successives à la face interne des valves, nos observations montrent que le manteau ondule et que la crête de la vague ainsi engendrée vient tangenter et balayer la surface interne de la nacre déja formée . Ces vagues semblent, pour Amblema et Quadrula survenir à environ 5 minutes d'intervalle . Pour Lampsilis nous avons noté 90 minutes entre les vagues . Pendant ce mouvement ondulatoire, les microvillosités des cellules épithéliales de la face externe du manteau situées au sommet de la vague s'hypertrophient . Chaque microvillosité, dilatée, engluée de sa glycocalix chargée de calcium s'attache aux résidus matriciels de la dernière couche de nacre apposée à la surface interne de la valve et y dépose les éléments calcium-carbonate et matriciels nécessaires pour former les nouvelles couches de nacre . Ces éléments, tout d'abord amorphes, s'associent en petites aiguilles monocristallines d'aragonite qui se jouxtent en petits amas rhomboïdaux d'aiguilles parallèles formant une croissance spirale . Ces amas losangiques sont d'épaisseur relativement constante et semblent contenus dans des feuillets ma-

triciels parallèles . Leur croissance leur permet de confluer pour former des lames de nacre .

Il est fréquent de noter, dans le fluide extra-palléal, flottant près des couches déja organisées, des complexes cristallins rhomboïdaux associés par des lames protéiques, formant des blocs prêts à être intégrés . Il est impossible de dire si ces amas en construction sont détachés de couches en formation, ou, s'ils sont élaborés dans le fluide extra-palléal et prêts à s'attacher . De toutes façons, leur présence est constante dans le fluide extra-palléal .

Dans ce fluide extra-palléal, on trouve également des cellules libres : les amoebocytes. Leur nombre est considérablement accru par l'introduction de Vitamine D dans le compartiment extra-palléal . Nous avons pu observer des zones de résorption à la surface interne de la nacre dans le compartiment extra-palléal opposé au compartiment injecté avec la Vitamine D . La présence des amoebocytes y est aussi considérablement accrue .

Il semble donc bien que les cellules épithéliales de la face externe du manteau sont capables de déposer un ENSEMBLE MATRICE-MINERAL capable d'associer des aiguilles d'aragonite en des structures losangiques qui se fondent en longues couches parallèles d'épaisseur constante . Ces couches suivent le contour interne de la surface nacrée de chaque valve et sont le résultat d'une apposition séquencielle qui commence à la base des prismes .(Fig 3) .

De plus, des phénomènes cellulaires organisés par les amoebocytes peuvent présider à des adaptations locales par résorption ou apposition (réparation) . Parfois, un système de canaux existe au sein de la nacre chez quelques Unionidae (Lampsilis en est un bon exemple) . Ce système est établi pendant la morphogénèse ainsi que le prouve l'arrangement matriciel autour des canaux .

2) LE BORD DES VALVES . (Fig. 2)

Au bord des valves, le processus de minéralisation est fort complexe . Il est gouverné par les différentes couches du périostracum .

Le périostracum est une multicouche glycoprotéique, secrétée dans le sillon périostracal du bord distal du manteau . C'est une structure lamellaire et dans le sillon périostracal lui-même on peut individualiser 3 séries de couches: une médiane, la pellicule qui sert de support pour l'apposition de deux couches supplémentaires en provenance des glycocalix des cellules épithéliales de cha-

cun des versants du sillon formateur . L'étude, au microscope électronique montre clairement que les glycocalix sont chargées de calcium . Ces fins granules osmium-pyroantimoniate positifs, disséminés dans le gel périostracal, cheminent avec la pellicule au sein du sillon, recevant de nouveaux apports au fur et à mesure de la sécrétion linéaire de la pellicule . Cette sécrétion, à la base du sillon formateur est contemporaine de la sécrétion de surface des deux parois du sillon formateur : ceci constitue donc des multicouches qui enrobent la pellicule tout en accroissant l'épaisseur du périostracum distalement .

A la sortie du sillon périostracal, le tannage (quinonique) durçit la partie externe du périostracum et protège ainsi les séries de modifications qui vont survenir dans le "cul de sac périostracal" . La couche la plus interne va recevoir de la part des dernières cellules de la partie interne du manteau, jouxtant le versant interne du sillon périostracal, un nouveau revêtement glycocalitique : ceci individualise la couche formatrice de la future nacre initiale . Tout ce qui est compris entre cette couche nacriforme et la couche tannée va initier la formation des prismes .

Nous allons tenter de résumer ici le devenir de chacune de ces couches .

1) LE PERIOSTRACUM EXTERNE . Le périostracum qui revêt la couche externe des valves provient en totalité de la partie externe tannée du périostracum du sillon périostracal . Il est donc composé des couches externes (distales) d'une partie externe de la couche comprise entre la pellicule et le versant externe du sillon .

Une fois tanné, il protège les autres couches plus internes . Il ne semble pas avoir d'autres rôles et, ce périostracum, souvent perforé, semble inerte . Il est généralement érodé lors de l'enfouissement du Bivalve dans les fonds des rivières ou des lacs . (Fig. 2) .

2) LA COUCHE FORMATRICE DES PRISMES . Elle est constituée par l'ensemble du périostracum excrété par le sillon périostracal, diminué de la couche tannée du périostracum externe .

C'est une multicouche . L'observation ultramicroscopique montre nettement que cette couche suit la morphologie du périostracum tanné et rejoint le bord des valves en formation après un trajet qui peut atteindre 11 mm. chez *Amblema* . Ce trajet dessine un cul de sac étanche qui contient le fluide extra-palléal du compartiment distal . Celui-ci est compris entre l'attachement du muscle palléal

à la coquille, la surface externe du bord distal du manteau, la surface distale interne de la coquille et le cul de sac périostracal .

Nous appelons ce périostracum du cul de sac le PERIOSTRACUM LIBRE (free periostracum) car il est hors de toute influence cellulaire et, n'est que le trait d'union fragile entre le "vivant" (manteau) et le "minéral" (coquille) . Ce périostracum libre contient donc nécessairement toutes les informations conduisant à l'élaboration de structures spécifiques .

Les micrographies électroniques montrent, au sein de ces multicouches, en allant du mésial vers le distal :

a) des granules calciques dispersés dans le gel périostracal (microsonde, osmium-pyroantimoniate)

b) des granules calciques associés par un phénomène de ségrégation .

c) une vacuolisation du gel avec internalisation d'éléments calciques encore amorphes .

d) la nucléation d'aiguilles monocristallines orientées à l'interface interne des vacuoles .

e) la jonction de vacuoles qui se confondent, formant des antres (antrum) . Les parois intervacuolaires se distandant en colonnes à la surface desquelles s'orientent des cristaux .

f) les parois externes et internes des antres sont alors en nids d'abeille, vestiges des colonnes rompues dans l'écartèlement des couches périostracales qui rejoignent maintenant les bases des prismes déja formés au bord distal de la coquille .

Les aiguilles d'aragonite s'associent alors en bouquets, puis en petites balles qui vont remplir les espaces entre les nids d'abeille, dessinant ainsi des colonnes prismatiques .

g) la poussée distale de la croissance tasse alors quelque peu ces prismes et exprime une matrice résiduelle et des couches interprismatiques .

h) le réarrangement cristallin définitif peut surve-

nir alors dans une coquille figée structuralement .

3) <u>LA COUCHE NACRIFORME DU PERIOSTRACUM</u> . Cette couche est constituée d'un apport interne nouveau sur les couches périostracales externes et prismiformes . Cet apport est du aux cellules du bord distal interne du manteau, juste à la sortie périostracale du sillon .

a) A la différence de la couche prismiforme, la couche nacriforme interne détache des nappes ondulées qui envahissent le fluide extrapalléal . Les micrographies électroniques montrent à ce niveau un enrichissement en granules calciques capturés très probablement à partir du fluide extrapalléal . En coupe, les anses périostracales nacriformes sont alors en couches denses de glycoprotéines avec des inclusions de granules calciques .

b) Peu après, les anses perdent leur homogénéité et leur densité, quand des cristaux initiaux en aiguille (aragonite) se forment en surface . Ce mode de nucléation est à l'origine de découpages géométriques dans la structure matricielle .

c) Certaines de ces anses se rompent et flottent dans le fluide périostracal .

d) D'autres rejoignent les autres couches périostracales et s'accolent à la base de la couche prismiforme, s'intriquant à la base des prismes en formation en une couche intermédiaire .

e) Les découpages géométriques dans la matrice nacriforme sont à angle droit et de hauteur constante (un multiple de la longueur de l'aiguille d'aragonite élémentaire) . Ils forment des lames parallèles glycoprotéiques dans lesquelles s'organisent des associations de monocristaux (tous parallèles entre eux), tous perpendiculaires aux parois des lames parallèles . Ils forment ainsi des unités losangiques à croissance latérale spiralée, mais d'épaisseur constante .

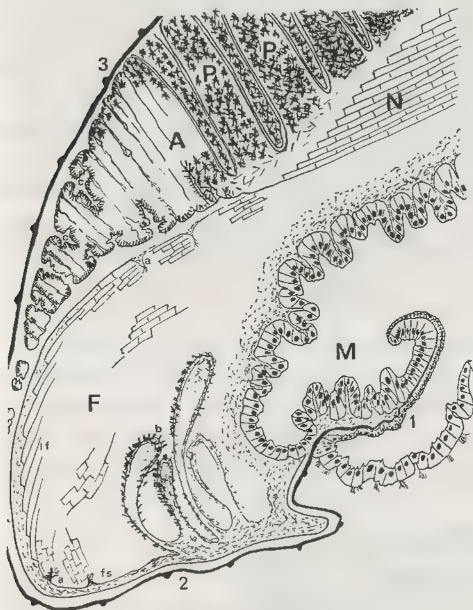
f) Ce phénomène apparait aussi bien à la surface interne du périostracum ré-attaché (couche intermédiaire), qu'au niveau des couches flottantes .

g) Les unités losangiques s'unissent au cours de leur accroissement spiralé entre les couches parallèles matricielles, for-

mant ainsi les couches parallèles de nacre .

La nacre possède alors trois dispositions structurales : des unités mono-tallines d'aragonite associées en parallèlépipèdes losangiques disposés en hes parallèles .

Dans ce compartiment distal, comme au niveau de la face interne des valves ondulations du manteau, lèchant les couches de nacre en formation produi- les appositions successives . (Fig. 2)



Légende :
1) Formation du Périostracum dans le sillon périostracal .
2) Périostracum libre
3) Périostracum attaché

A) Antre Médiopériostracal .
F) Fluide du Cul de Sac .
M) Manteau
N) Nacre
P) Prismes.

a) Arêtes rétentives
b) Boucles Endopériostracales
c) Colonnes Médiopériostracales .
fs) Fusion Secondaire
lf) Lames Formatrices de la Nacre Initiale

Figure 2

Les Evénements Périostracaux .

4) <u>L'ELABORATION DU MYOSTRACUM, DES DENTS, DES PRISMES LIGAMENTAIRES</u> . L'élaboration de ces structures est en cours d'investigation et les premiers résultats montrent également des procédés d'association Matrices-Ions Calcium-Carbonate SPECIFIQUES par structure .

Cette étude minutieuse, quoique trop rapide serait très incomplète si l'organisation de la nacre et des prismes entre eux n'était évoquée .

Nous avons constamment observé la présence d'un angle entre la base des prismes et la direction des couches de nacre . Cet angle, que nous appelons l'ANGLE P/N (P/N ANGLE) (Prismes/Nacre), semble bien être spécifique des espèces étudiées et il apparait être de 38 degrés pour <u>Amblema</u>, 15 degrés pour <u>Lampsilis</u>, si l'on prend le soin de le mesurer en dehors des zones ornementales, verrucosités, plicae etc...

Il semble que l'explication de cet arrangement structural est mathématiquement possible si l'on exprime la vitesse de la formation des prismes par $V_p(t)$ et la vitesse du dépôt de nacre par $V_n(t)$. L'angle P/N sera alors :

$$K = \tan^{-1} \frac{V_n(t)}{V_p(t)}$$

Le périostracum responsable de l'allongement de la couche prismatique semble en effet être produit à une vitesse linéaire à peu près constante . Ceci donne une extension de la surface prismatique continue en fonction du temps . Sur cette nappe, le manteau vient apposer rythmiquement ses couches d'épaisseur constante, ainsi, une couche nouvelle se trouve déposée formant un angle qui dépend de la vitesse de croissance du manteau, donc du périostracum . (Fig. 3).

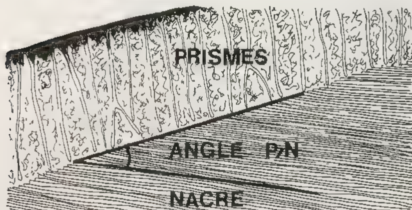


Figure 3

Le P/N Angle

Les expériences de marquage à la Déclomycine (têtracycline) permettent de suivre ce phénomène et de mesurer la croissance . Pour Amblema, par exemple, au mois de septembre la croissance est de 4,9 microns par jour .

C) RAPPORTS CRISTAL-MATRICE

Les microdissections et l'analyse des amino-acides dans les matrices ont donné des résultats intéréssants à plus d'un titre . Ils permettent d'entrevoir le rôle de ces glycoprotéines dans les séquences d'événements décrits . Quelques amino-acides sont très abondants dans les parties minéralisées et plus rares dans les parties non-minéralisées ou réciproquement . C'est ainsi que l' acide aspartique est en faible proportion dans les tissus non-minéralisés : lames postérieures pliables (18), ligament folié (21), couche externe du ligament non-calcifié (12) . Dans les parties minéralisées l'acide aspartique est en plus forte concentration : ligament calcifié (176), nacre (96), prismes (67).

La glycine est en grande quantité dans les tissus non-calcifiés : lames postérieures pliables (600), ligament folié (599), couche externe non-calcifiée du ligament (580), périostracum externe (505) . La glycine est en plus faible quantité dans les parties calcifiées : ligament calcifié (280), nacre (288), prismes (345) .

La leucine est faible pour les tissus non-calcifiés , forte pour les tissus calcifiés .

La tyrosine est forte pour les tissus non-calcifiés, faible pour les calcifiés .

L'arginine est faible pour les tissus non-calcifiés (7), forte pour les calcifiés (nacre 33), et principalement pour les prismes (108) .

Il y aurait donc spécificité et interaction entre les glycoprotéines et la structure finale . On peut entrevoir dès lors que la sécrétion glycocalitique de certaines cellules épithéliales du sillon périostracal diffère...et... CECI PROGRAMME LE PERIOSTRACUM DU SILLON POUR LA CONSTRUCTION DES PRISMES avec: des glycoprotéines riches en ARGININE, LEUCINE et ACIDE ASPARTIQUE, plus pauvres en tyrosine et glycine .

Les cellules sécrétrices du ligament non-calcifiable seront productrices d'une glycocalix extrêmement riche en glycine et pauvre en acide aspartique .

Beaucoup d'autres études sont nécessaires avant d'affirmer le rôle précis de chaque amino-acide et la séquence de leur organisation dans les glycoprotéines morphogénétiques . De plus, ces études soulèvent le problème de la différenciation entre MATRICE ACTIVE et MATRICE RESIDU . La présence d'un sac matriciel autour d'un prisme est-elle le signe d'une participation dans le processus d'élaboration de la structure ou de l'élimination d'un composé inutile ?

Ceci est une question fondamentale , en passe d'être résolue .

CONCLUSION .

Le phénomène de biominéralisation chez les Unionidae est fort complexe . Il évoque des rapports étroits entre les matrices et les cristaux . L'étude de ces rapports peut avoir des développements importants pour la compréhension d'autres phénomènes de biominéralisation tels que l'os et la dent .

Les Mollusques offrent, à la différence des tissus osseux, une répartition temporelle des événements directeurs de leur élaboration coquillière . Ils ont un PERIOSTRACUM, source des matrices essentielles, qui est accessible à la recherche et l'analyse et contient toutes les informations directrices pour l' accomplissement de la biominéralisation, isolées de tout contexte cellulaire . Les Mollusques offrent ainsi au chercheur un modèle exceptionnel pour la compréhension des rôles spécifiques des séquences d'amino-acides dans les glycoprotéines sécrétées qui se fondent en un tout périostracal . Déja, des assemblages particuliers peuvent être attribués pour chaque structure minérale de la coquille chez les Unionidae étudiées .

BIBLIOGRAPHIE

DAVIS W., PETIT H. and JONES R. 1977 : Shell Formation in Molluscs : A New Model . J. Cell Biology 75 : 159

MATTHEWS J.L., PETIT H. and WILBUR K. , 1980 : Biomineralization in Nature : A Challenge to the Cell Biologist . Proceedings of the 11d. International Cogress on Cell Biology . Excerpta Medica Press . In Press .

PETIT H. 1977 : The Mantle-Shell in the Fresh-Water Mussel *Amblema plicata perplicata* . Ph.D. Dissertation . Baylor University, Dallas and Waco , Texas , USA . 377 p.

PETIT H. 1977 : A Scanning Electron Microscopic (S.E.M.) Study of the Mantle-Shell Relationships in the Fresh-Water Mussel *Amblema plicata perplicata* . Anatomical Record 187 (4) 680 .

PETIT H. 1978 : Recherches sur des séquences d'événements périostracaux lors de l'élaboration de la coquille d'*Amblema plicata perplicata* Conrad, 1834 . Thèse de Doctorat d'Etat en Sciences . Université de Bretagne Occidentale 185 p et Atlas .

PETIT H. 1978 : Les Lames Pliables du Ligament chez *Amblema plicata perplicata* Conrad . Haliotis . 9 (1) 3-6 .

PETIT H., DAVIS W. and JONES R. 1978 : Morphological studies on the Mantle of the Fresh-Water Mussel *Amblema* (Unionidae) : Scanning Electron Microscopy . Tissue and Cell : 10 (4) 619-627 .

PETIT H, DAVIS W. and JONES R. 1979 : Morphological Studies on the Periostracum of the Fresh-Water Mussel *Amblema* (Unionidae) : Light Microscopy, Transmission Electron Microscopy and Scanning Electron Microscopy . Tissue and Cell 11 (4) 633-642 .

PETIT H, DAVIS W. JONES R. and HAGLER H. 1980 : Morphological Studies on the Calcification Process in the Fresh-Water Mussel *Amblema* . Tissue and Cell . 12 (1) 13-26 .

PETIT H., DAVIS W. and JONES R. 1980 : A Scanning Electron Microscopic Study of the Inorganic and Organic Matrices Comprising the Mature Shell *Amblema* , a Fresh-Water Mollusc . Tissue and Cell . 12 (3) 581-593 .

PETIT H., FULLINGTON R., MATTHEWS J.L., ROA R. and SKALNIK P. 1980 : Morphometry in A Molluscan Shell . Proceedings of the 1980 International Bone Morphometry Workshop . In Press.

HALIOTIS, 11, 1981
p. 197 à 200

RECOLONISATION D'UNE MARE DE GUADELOUPE (ANTILLES FRANCAISES) PAR UNE POPULATION DE BIOMPHALARIA GLABRATA A LA SUITE D'UN ESSAI DE CONTROLE BIOLOGIQUE

par

Jean Pierre POINTIER[1], Jean Luc TOFFART[1] et Henri NASSI[2]

1. Laboratoire de Biologie Marine et Malacologie, Ecole Pratique des Hautes Etudes, 55 rue Buffon, 75005 Paris (Dir. B.Salvat)
2. Département de Biologie Animale, Centre Universitaire de Perpignan, Avenue de Villeneuve, 66025 Perpignan Cedex (Dir. C.Combes)

ABSTRACT

Recolonization of a pond in Guadalupe (French West Indies) by a population of *Biomphalaria glabrata* following a biological control trial

Following a biological control trial using the sterilizing Trematode *Ribeiroia marini guadeloupensis*, the *Biomphalaria glabrata* populations of a pond in Grande Terre took two complete years to build up their stocks again from a very small number. The dry season and a large number of predators do not favour the recolonization of the pond by the snail.

RESUME

A la suite d'un essai de contrôle biologique par le Trématode stérilisant *Ribeiroia marini guadeloupensis*, les populations de *Biomphalaria glabrata* d'une mare de Grande Terre ont mis deux années complètes pour reconstituer leurs stocks à partir d'effectifs très réduits. La saison sèche ainsi qu'une forte pression de prédation constituent des facteurs défavorables à la recolonisation de la mare par le Mollusque.

Mots Clefs : Guadeloupe. *Biomphalaria glabrata*. Controle biologique. Trématode stérilisant.

Key Words : Guadalupe. *Biomphalaria glabrata*. Biological control. Sterilizing Trematode.

En 1976-1977, un essai de contrôle biologique d'une population de *Biomphalaria glabrata* a été réalisé en Guadeloupe à l'aide du Trématode stérilisant *Ribeiroia marini guadeloupensis* (Nassi, 1978; Nassi, Pointier et Golvan, 1979). L'essai s'était déroulé dans une mare de la Grande Terre de Guadeloupe où les populations de *B. glabrata* présentent un cycle démographique annuel lié à l'alternance saison des pluies (août à janvier) - saison sèche (février à juillet) (Pointier, Salvat, Delplanque et Golvan, 1977). L'introduction massive et régulière d'oeufs du parasite, de septembre 1976 à janvier 1978 avait provoqué une chute spectaculaire des effectifs de *B. glabrata* et leur disparition des échantillonnages dès le début de l'année 1978. Au cours des trois années suivantes des prélèvements mensuels furent effectués afin de suivre la recolonisation éventuelle de la mare par *B. glabrata*.

MATERIEL ET METHODES

La technique de production d'oeufs du Trématode a déjà été exposée dans un précédent article (Nassi, 1978). L'introduction des oeufs du parasite dans la mare a débuté en septembre 1976 et s'est achevée en janvier 1978, date à laquelle les Mollusques ont

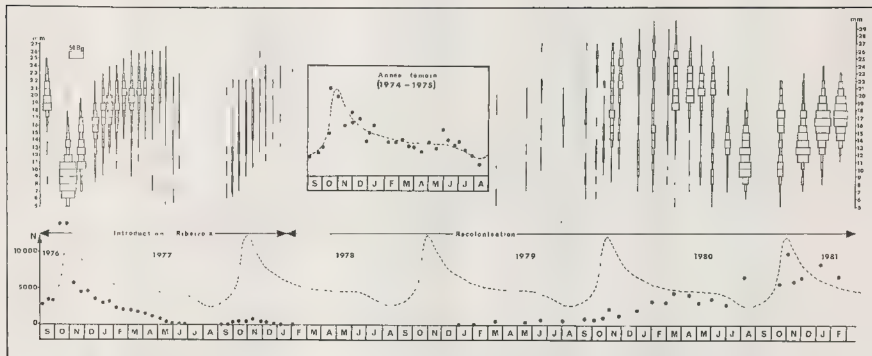


Fig. I.- Evolution d'une population de *Biomphalaria glabrata* dans une mare de Grande Terre de Guadeloupe au cours d'un essai de contrôle biologique par *Ribeiroia marini guadeloupensis* et après l'essai.

. En haut (droite et gauche) : évolution des classes de taille (mm) de la population de Mollusques.

. En haut (centre) : évolution numérique de la population au cours de l'année témoin (1974/1975).

. En bas : évolution numérique de la population au cours de l'essai (septembre 1976 à janvier 1978) et après l'essai (février 1978 à février 1981 - points sur le graphique). En pointillés : évolution espérée d'après les données de l'année témoin.

commencé à disparaître des échantillonnages (Fig.1). L'évolution de la population de Mollusques a été suivie par des échantillonnages bimensuels ou mensuels. La population totale a été estimée à partir de prélèvements de 1/10 m^2 effectués à l'aide d'un cylindre en tôle à raison de dix prélèvements dans chacune des trois principales strates végétales de la mare. Cette méthode, comme la plupart des méthodes d'échantillonnages utilisées à ce jour, ne permet pas de récolter les Mollusques nouveau-nés, et, d'autre part, sous-estime fortement les juvéniles de taille inférieure à 5 mm (Dazo, Hairston et Dawood, 1966). A partir d'août 1977 et jusqu'en décembre 1979, étant donnée la trop faible densité des Mollusques, nous avons été obligés de modifier notre technique d'échantillonnage. Une méthode de dipping à la passoire, dûment étalonnée par la méthode du cylindre et par une méthode de marquage-recapture, a été utilisée. Dans la pratique, l'effectif des Mollusques a été estimé en prélevant pendant une heure et trois jours de suite le maximum d'individus possible.

RESULTATS ET DISCUSSION

La chute spectaculaire des effectifs de *B. glabrata* en 1977 puis leur disparition des échantillonnages dès le début de l'année 1978, ont déjà été décrites en détail (Nassi, Pointier et Golvan, 1979). Les Mollusques sont restés absents des échantillonnages de février 1978 à mars 1979, date à laquelle quelques individus ont pu être récoltés par la méthode du dipping à la passoire. Par la suite, la densité des effectifs augmente lentement mais régulièrement et les populations malacologiques atteignent un niveau similaire à celui de l'année témoin à partir de mars 1980 (Fig.1 courbe en pointillés). Ensuite les effectifs présentent une évolution similaire avec en particulier un renouvellement des classes de taille au début de la saison des pluies (Fig.1 en haut à droite). Il convient cependant de signaler qu'en 1980, l'explosion démographique a été plus étalée dans le temps et a débuté plus tôt dans la saison qu'en 1976. Ce phénomène se traduit par l'apparition des cohortes de jeunes dès le mois d'août 1980 (Fig.1 en haut à droite). Par la suite la population évolue selon le modèle déjà décrit (Pointier, 1979).

La recolonisation de la mare a pu s'effectuer selon deux processus: à partir de quelques individus ayant échappé à la stérilisation par le Trématode, ou à la suite d'un apport extérieur. La première hypothèse est la plus vraisemblable car la stérilisation de la population de Mollusques n'a pu être totale (Nassi, Pointier et Golvan, 1979). D'autre part la mare étant relativement isolée, les apports extérieurs par les Oiseaux ou autres animaux susceptibles de transporter des pontes avec des débris végétaux, sont probablement très limités, voire inexistants. Quoiqu'il en soit, la recolonisation de la mare s'est effectuée très lentement; il a fallu en effet une année complète avant de voir réapparaitre les premiers Mollusques dans les échantillonnages (mars 1978 à mars 1979), puis une année supplémentaire avant que la population malacologique n'atteigne une densité comparable à celle existant avant l'essai (mars 1979 à mars 1980). L'impact du parasite sur la population de Mollusques s'est donc fait sentir durant deux années après la fin de son introduction[1].

[1] Il convient de signaler que le parasite ne pouvait boucler son cycle dans les conditions naturelles de la mare, le deuxieme hôte intermédiaire, un Poisson, étant absent. Le parasite a donc très vite disparu avec les derniers Mollusques qu'il avait infestés dès le début de l'année 1976.

Malgré un taux intrinsèque d'accroissement naturel très élevé (r = 0,8 à 0,9, cf Pointier, 1979); les populations de *Biomphalaria glabrata* ont donc mis deux années complètes pour reconstituer leurs stocks à partir d'effectifs très réduits. Celà peut s'expliquer par la pression de prédation très élevée qui existe dans les conditions naturelles de cette mare ainsi que par la présence d'une saison sèche très défavorable aux Mollusques (Pointier, 1979).

Ces conditions, présentes dans la plupart des mares de la Grande Terre, seraient donc très favorables dans le cadre d'un programme éventuel de contrôle biologique des populations de *B. glabrata* par un Trématode stérilisant. Sur le plan pratique, il suffirait d'une seule introduction massive d'oeufs de parasite chaque année au début de la saison des pluies pour contrôler parfaitement les populations malacologiques de ce type de milieu.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

DAZO B.C., HAIRSTON N.G., et DAWOOD I.K., 1966 - The ecology of *Bulinus truncatus* and *Biomphalaria alexandrina* and its implications for the control of bilharziasis in the Egypt-49 project area. *Bull. Wld. Hlth. Org.* 35 : 339-356

NASSI H., 1978 - Données sur le cycle biologique de *Ribeiroia marini guadeloupensis* n.ssp. Trématode stérilisant *Biomphalaria glabrata* en Guadeloupe. *Acta Tropica* 35 : 41-56

NASSI H., POINTIER J.P., et GOLVAN Y.J., 1979 - Bilan d'un essai de contrôle de *Biomphalaria glabrata* en Guadeloupe à l'aide d'un Trématode stérilisant. *Ann. Parasit. Hum. Comp.* 54 (2) : 185-192

POINTIER J.P., 1979 - Mollusque vecteur et schistosomose intestinale en Guadeloupe. Inventaire faunistique, études systématiques et écologiques des Mollusques dulcaquicoles et du vecteur *Biomphalaria glabrata* . Analyse des deux principaux systèmes épidémiologiques guadeloupéens. Thèse Doctorat d'Etat. Perpignan juin 1979. 168 p.

HALIOTIS, 11, 1981
p. 201 à 212

SIGNIFICATION ECOLOGIQUE DE QUELQUES GASTEROPODES OPISTHOBRANCHES MESOPSAMMIQUES DES COTES DE PROVENCE

par
C. POIZAT

Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme
Laboratoire de Biologie Marine
Rue Henri Poincaré - 13397 Marseille Cédex 13

ABSTRACT

ECOLOGICAL INTERPRETATION OF SOME MEDITERRANEAN MESOPSAMMIC OPISTHOBRANCH GASTEROPODS

Monthly dredgings for more than a six year period, inside several sandy infralittoral and circalittoral bottoms off the Provencal coast (Marseille, Bouches du Rhône, France) have pointed out an interesting group of mesopsammic Opisthobranch Gastropods. This group can include up to twelve species in certain coarse sanded biotopes distinguished by a heavy hydrodynamism. The ecological meaning of these animals has been explained. It must be added that, the pollution phenomenon which spoils certain area of the studied region appears to be responsible for the decreasing of both abundance and specific diversity of this group. This leads to suggest that, among these Gastropods, there may exist some sensitive species which can only survive inside non polluted substrates.

Mots clefs :mésopsammique - Opisthobranches - signification écologique - espèces sensibles - pollution - Méditerranée

Key words : mesopsammic - Opisthobranchs - ecological interpretation - sensitive species - pollution - Mediterranean Sea

INTRODUCTION

De nombreuses données écologiques sur les Gastéropodes Opisthobranches mésopsammiques existent depuis les travaux entrepris par l'auteur dans le golfe de Marseille (Poizat, 1971, 1976 et 1978a) et dans d'autres secteurs ouest-européens (Poizat, 1978b, 1980 ; Poizat et Vicente, 1977). Bien que très peu représentés du point de vue quantitatif au sein du mésopsammon (1,50% au maximum), ce groupe a montré une présence quasi constante dans un certain nombre de biotopes sableux infralittoraux et circalittoraux. Or, il se trouve que les caractéristiques les plus évidentes de ces biotopes sédimentaires sont leur bonne oxygénation et leur délavage souvent très accusé du fait de l'hydrodynamisme marin. Ces secteurs à haute énergie, se sont avérés pendant la période d'étude, exempts de pollution notable. Dans ces conditions, il apparaissait utile de rechercher et de préciser la signification écologique des micromollusques peuplant de tels milieux. Cette démarche était d'autant plus justifiée que ces animaux, dont la taille à l'état adulte dépasse souvent 3 mm en extension, ne sont pas totalement référables au méïobenthos (longueur comprise entre 0.10 et 2.00 mm) mais plutôt au macrobenthos (longueur supérieure à 2 mm).

I - METHODOLOGIE

1 - Matériel et méthode

1.1. Prélèvements et exploitation du matériel.

Les 28 stations d'étude des Gastéropodes Opisthobranches mésopsammiques ont été choisies en fonction de 3 critères essentiels :

- leur situation géographique, soit à l'intérieur de la baie de Marseille où la pollution est forte et déjà ancienne ; soit à l'extérieur de la baie où la pollution est plus récente bien que très accusée par endroit (fig. 1 et tableau 1).

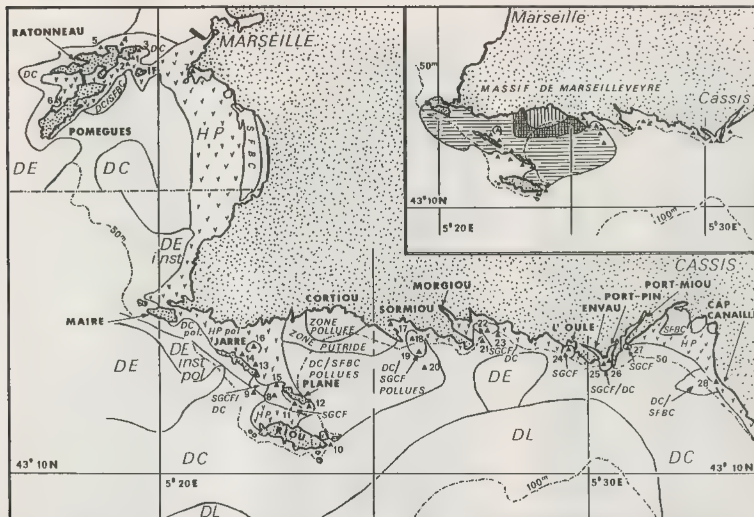


Figure 1.- Cadre biocoenotique des stations d'Opisthobranches mésopsammiques : Au Nord du trait -..-, état 1963 (Picard 1965) ; au Sud, état 1973 (Bellan et al., 1975) : DC = biocoenose des sables Détritiques Côtiers ; DE = biocoenose des sables Détritiques Envasés ; DL — biocoenose des sables Détritiques du Large ; HP = biocoenose des Herbiers de Posidonies ; SFBC = biocoenose des Sables Fins Bien Calibrés ; SGCF = biocoenose des Sables Grossiers et fins graviers sous influence des Courants de Fond ; inst. = instable ; pol. = pollué.
Cartouche : extension de l'auréole de pollution aux alentours du grand collecteur de Marseille-Cortiou : hachures verticales = zone polluée ; quadrillé = zone putride ; hachures horizontales = zone subnormale.

- leur exposition à l'un des vents dominants de la région marseillaise dont dépend l'hydrodynamisme marin. Ce facteur a été apprécié grâce aux données de la sédimentologie (indice d'envasement, paramètres Ø25, Ø50, Ø75, Mode, indice de Trask So = $\sqrt{Ø25/Ø75}$ et moyenne sédimentaire Ms = (Ø25+Ø50+Ø75)/3, qui ont permis de classer les stations en fonction de degrés croissants de l'hydrodynamisme et de les caractériser par la qualité de leur sédiment (tableau 1).

- leur cadre biocoenotique déjà défini par Picard (1965) et Bellan et al. (1975) dans les fonds meubles dragables entre Marseille et Cassis (fig. 1 et tableau 1).

Les prélèvements ont été saisonniers et se sont échelonnés sur plus de 6 ans entre 1970 et 1977 (Poizat, 1978a) de sorte que les données synthétiques présentées (tableau 1) correspondent à des valeurs moyennes intégrant les 518 prélèvements opérés dans le cadre de ce travail (soit près de 5200 dm3 de sédiment).

Les techniques de récolte des sédiments, de conservation de ceux-ci, d'extraction du mésopsammon vivant ayant déjà fait l'objet de larges développements (Poizat, 1971, 1975, 1976, 1978a et b, 1980) ne seront pas détaillés ici.

1.2. Inventaire des Opisthobranches mésopsammiques

Les Opisthobranches mésopsammiques récoltés dans la région marseillaise (entre 1970 et 1977) sont référables à 12 espèces qui, conformément à la classification donnée par Thompson and Brown (1976) peuvent être rattachés aux ordres et familles suivants :

- Ordre des Acochlidiacea comprenant :
  - *Microhedyle glandulifera* (Kowalevsky), 1901 *(Hedyle)* : très commun ;
  - *Microhedyle milaschewitschii* Kowalevsky, 1901 *(Hedyle)* : très commun ;
  - *Hedylopsis spiculifera* Kowalevsky, 1901 *(Hedyle)* : très commun ;
  - *Platyhedyle denudata* Salvini Plawen, 1973 : très rare, nouveau pour les côtes françaises de la Méditerranée.

- Famille des Philinoglossidae :
  - *Philinoglossa (Philinoglossa) helgolandica* Hertling, 1932 : commune ;
  - *Philinoglossa (Abavopsis) latosoleata* Salvini Plawen, 1973 : rare ;

- Famille des Philinidae :
  - *Philine catena* (Montagu, 1803) *(Bulla)*: très commune ;
  - *Philine scabra* (Müller, 1776) : rare ;
  - *Philine* sp. (cf. *angulata*) : rare ;
  - *Philine quadrata* (Wood, 1839) : rare ;

- Famille des Cuthonidae :
  - *Embletonia pulchra* Alder et Hancock, 1844 = *E. Faurei* Labbé, 1923 : très commune ;

- Famille des Pseudovermidae :
  - *Pseudovermis papillifera* Kowalevsky, 1901 : très rare .

2 - Approche de la signification écologique des Opisthobranches mésopsammiques

On supposera connue la méthode d'étude qualitative des biocénoses macrobenthiques de substrat meuble (Picard, 1965) ainsi que les définitions qui s'y rattachent concernant l'abondance, la dominance et la signification écologique des espèces macrobenthiques : espèces caractéristiques exclusives, préférentielles, accidentelles et accompagnatrices (sabulicoles, gravellicoles, etc ...).

2.1. Signification des abondances et dominances des Opisthobranches mésopsammiques

Si, pour calculer la dominance de chaque espèce selon la méthode de Picard, on rapporte les valeurs d'abondance des Opisthobranches mésopsammiques à l'abondance totale du mésopsammon (tableau 1) les valeurs obtenues sont dérisoires et arri-

	Baie de Marseille (pollution ancienne et élevée)							Extérieur de la Baie de Marseille (pollution modérée dans l'ensemble et plus récente)					
Hydrodynamisme	Faible	Moyen				Peu élevé		Faible					Moyen
Station	7	3	5	4	1	6	2	17	20	26	12	18	23
Profondeur (m)	8	20	18	11	11	20	13	5	75	7	14	35	45
Biocenose	DC pol	DC pol	DC pol	DC pol	DC pol	DC/SGCF	DC/SGCF	SFBC	DE	SFBC	SFBC	DC env	DC env
Sédiment													
- Mz = (Ø25+Ø50+Ø75)/3 (mm)	0.460	0.703	0.757	0.866	0.895	1.178	1.837	0.122	0.150	0.267	0.372	0.443	0.668
- Mode (mm)	0.445	0.525	0.698	0.726	0.732	1.316	1.077	0.125	0.071	0.285	0.348	0.140	0.890
- Trask (So = √Ø25/Ø75)	1.48	1.88	2.08	1.97	1.75	1.66	1.63	1.15	1.80	1.30	1.26	2.79	2.67
- Envasement (%)	5.0	0.92	3.20	1.71	0.73	0.67	0.20	0	14.84	0	0.04	6.34	5.18
Nature	SM TBT E	SPG ABT TPE	SPG MT NE	SPG ABT PE	SPG BT TPE	SG BT TPE	SG BT TPE	SF TBT NE	SF ABT ME	SM TBT NE	SM TBT TPE	SF MT E	SG MT E
Mésopsammon total													
- Dm :													
Prosobranches	–	–	–	–	0.26	0.20	–	–	–	–	0.11	1.25	–
Opisthobranches	–	–	–	–	1.34	0.03	–	–	–	–	0.02	0	–
Autres Mollusques	–	–	–	–	0.25	0.20	–	–	–	–	0	0	–
Autres groupes	–	–	–	–	98.15	99.53	–	–	–	–	99.85	98.73	–
- Am	–	–	–	–	34506	28070	–	–	–	–	14813	960	–
Opisthobranches mésopsammiques													
- Dm :													
Halgiopsis spiculifera	0	5.43	10.45	3.51	11.32	24.99	36.40	0	0	0	2.18	0	0
Microhedyle glandulifera	40.00	10.88	0.90	0.32	21.92	13.78	0	0	0	0	31.78	0	0
Microhedyle milaschewitchii	0	0	0.90	0	11.27	3.23	0	0	0	0	0	0	0
Philinoglossa helgolandica	0	0	0	0	3.92	3.71	0.73	0	0	0	3.03	0	0
P. (Abavopsis) latosoleata	0	0	0	0	0.30	0.93	1.44	0	0	0	0	0	0
Platyhedyle denudata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Philine catena	0	55.43	49.33	66.22	34.38	28.51	41.73	50.00	0	0	28.31	0	0
Philine scabra	0	9.78	4.33	11.90	4.10	5.97	7.18	0	0	0	4.38	0	0
Philine quadrata	60.00	2.18	8.14	4.47	1.92	1.60	3.60	50.00	0	0	17.53	0	0
Philine sp	0	0	0	0.64	0.52	0	0	0	0	0	2.18	0	0
Pseudovermis papillifera	0	0	0	0	0.07	0	0	0	0	0	0	0	0
Embletonia pulchra	0	16.30	14.93	12.53	10.38	20.28	8.63	0	0	0	8.77	100.00	100.00
- Am	120	63	130	115	512	196	278	16	0	0	17	8	16
- Nombre d'espèces	2	6	7	7	11	9	7	3	0	0	8	1	1

	Extérieur de la Baie de Marseille (suite)														
Hydrodynamisme	Moyen				Peu élevé						Elevé			Fort	
Station	22	13	9	28	25	21	19	10	16	11	15	8	14	27	24
Profondeur (m)	30	10	37	40	45	50	65	72	16	15	20	17	7	20	25
Biocenose	SGCF/DC	SGCF/DC	SGCF/DC	SGCF/DC	SGCF/DC	DC	DC	SGCF/DC	SGCF/DC	SGCF	SGCF	SGCF	SGCF	SGCF	SGCF
Sédiment															
- Mz = (Ø25+Ø50+Ø75)/3 (mm)	0.757	0.904	0.907	0.938	1.005	1.020	1.023	1.060	1.217	1.240	1.318	1.376	1.617	2.312	3.087
- Mode (mm)	0.800	0.770	0.760	0.732	0.672	0.990	0.710	0.560	1.076	1.020	1.400	1.212	1.600	2.205	3.550
- Trask (So = √Ø25/Ø75)	2.12	1.47	1.67	1.49	1.57	1.72	2.04	2.03	1.55	1.45	1.32	1.36	1.36	1.32	1.30
- Envasement (%)	4.55	0.09	2.13	0.18	1.27	3.18	2.60	0.80	0.18	0	0.80	0	0	0	0
Nature	SG ABT NE	SG TBT TPE	SG BT PE	SPG TBT TPE	SPG BT PE	SG BT NE	SPG MéT NE	SPG MT TPE	SG BT TPE	SG TBT NE	SG TBT TPE	SG TBT NE	STG TBT NE	G TBT NE	G TBT NE
Mésopsammon total															
- Dm :															
Prosobranches	3.62	–	0.17	0.17	0.21	–	–	–	0.23	–	–	2.51	–	5.98	3.22
Opisthobranches	0.16	–	0.14	0.71	0.86	–	–	–	1.48	–	–	0.78	–	0.83	0.20
Autres Mollusques	0.16	–	0.13	0.03	0.07		–		0.07		–	1.32		0.41	0.55
Autres groupes	95.86	–	99.55	99.06	98.86	–	–	–	98.19	–	–	95.38	–	92.78	96.00
- Am	3768	–	28834	43027	38563	–	–	–	28307	–	–	23035	–	32792	15902
Opisthobranches mésopsammiques															
- Dm :															
Halgiopsis spiculifera	0	10.20	25.21	5.76	6.72	24.32	0	0	12.71	35.40	20.33	31.33	38.81	30.88	50.00
Microhedyle glandulifera	13.04	1.70	23.06	68.94	68.01	0	0	100.00	9.04	12.02	21.70	20.48	1.49	12.91	0
Microhedyle milaschewitchii	0	7.43	13.20	15.00	19.86	0	0	0	13.01	0.76	13.01	8.20	0	30.28	40.00
Philinoglossa helgolandica	0	1.06	4.25	5.46	4.31	0	0	0	6.38	8.01	30.89	9.37	5.97	6.72	0
P. (Abavopsis) latosoleata	0	1.06	0	0	0.23	0	0	0	0.17	1.50	4.06	2.17	4.48	0.35	0
Platyhedyle denudata	0	0	0.23	0.15	0.15	0	0	0	0	0	0	0.07	0	0.26	0
Philine catena	0	37.13	24.53	1.05	0.98	33.43	0	0	45.90	24.78	0	12.08	4.48	4.33	[illegible]
Philine scabra	0	10.20	0.45	0	0	0	25.00	0	2.59	0	0	0.23	1.49	0.18	0
Philine quadrata	17.39	7.01	0.17	0	0	0	75.00	0	3.79	0	0	0.89	2.98	0.44	0
Philine sp	0	1.27	0.80	0.60	0	13.51	0	0	0	0.75	0	0.98	1.49	0	0
Pseudovermis papillifera	0	0	0.34	0.22	1.36	0	0	0	0	0	0	0.24	0	0.18	0
Embletonia pulchra	69.57	22.94	7.65	1.50	0.38	29.73	0	0	6.40	18.78	0	16.17	38.81	5.48	10.00
- Am	23	167	64	267	331	298	32	48	271	266	246	157	179	226	30
- Nombre d'espèces	3	10	11	9	9	4	2	1	9	6	5	12	9	11	3

Tableau I - Données synthétiques sur les particularités des stations : Abondance moyenne (Am/40 Dm3 sable) et Dominance moyenne (Dm %) des divers groupes mésopsammiques ;

dominance moyenne et nombre d'espèces d'Opisthobranches mésopsammiques - Biocoenoses (cf. Fig. 1)

Sédiment : Nature : G = Gravier, SF = Sable Fin, SG = Sable Grossier, SM = Sable Moyen, SPG = Sable Peu Grossier, STG = Sable Très Grossier

Tri (Trask) : ABT = Assez Bien Trié, BT = Bien Trié, MT = Mal Trié, MéT = Médiocrement Trié, TBT = Très Bien Trié

Envasement : E = Envasé, ME = Moyennement Envasé, NE = Non Envasé, PE = Peu Envasé, TPE = Très Peu Envasé

vent rarement à la dominance moyenne limite de 1 qui permet de discriminer les *espèces accidentelles*. Cependant, la présence quasi-constante de ces gastéropodes dans quelques milieux bien définis, interdit de leur conférer la valeur d'espèces accidentelles. Dans ce cas, si les calculs de dominance des Opisthobranches sont effectués en rapportant l'abondance de chaque espèce à l'abondance totale de ce groupe, les valeurs obtenues deviennent plus significatives. C'est pourquoi (tableau 1), pour les groupes mésopsammiques, l'indice de dominance (Dm %) est un pourcentage obtenu en rapportant l'abondance de chaque groupe à l'abondance du mésopsammon total ; mais pour chaque espèce d'Opisthobranches, cet indice exprime le pourcentage par rapport à l'abondance totale du groupe Opisthobranche (et non pas par rapport à l'abondance du mésopsammon total).

Dans ces conditions, on peut noter (tableau 1) que, à l'exclusion des milieux très envasés (station 20) dépourvus de Gastéropodes mésopsammiques, des sédiments fins ou moyens et parfois peu grossiers légèrement envasés, très faiblement peuplés, deux types de milieux apparaissent relativement riches en Opisthobranches : ces biotopes sont occupés par les biocoenoses SGCF et DC, plus ou moins en mélange dans certaines stations, et plus ou moins polluées. Les diverses espèces ne sont pas, comme dans la définition de Picard pour les *caractéristiques exclusives* et quelle que soit leur abondance ou leur dominance "pratiquement localisées aux stations" de l'un des deux biotopes (SGCF ou DC). Au contraire, ces espèces se répartissent, avec des dominances variables cependant, simultanément dans ces deux biotopes. Elles n'ont donc pas valeur d'espèces caractéristiques exclusives suivant la définition de Picard, et elles apparaissent, tout au plus, comme des espèces *caractéristiques préférentielles des biocoenoses SGCF et DC.*

2.2 Essai d'évaluation de la "vitalité" des Gastéropodes mésopsammiques dans les divers biotopes par la mesure de leur longueur maximale (L.max.).

Les Opisthobranches mésopsammiques sont mesurés sous la loupe à l'aide d'un micromètre oculaire, après anesthésie au nembutal et fixation au Bouin Hollande. Le Nembutal (1 g/l d'eau de mer) permet d'obtenir des individus en parfaite extension alors que la fixation au Bouin qui évite leur contraction ou déformation facilite et rend plus significatives les mesures. Ces dernières qui sont effectuées dans chaque biotope sur tous les spécimens des 6 espèces dominantes aux diverses périodes de leur récolte, conduisent à la construction d'histogrammes de fréquence, d'où l'indice "L. max." est directement tiré par simple lecture (Poizat, 1978 a). Par définition, cet indice sera d'autant plus élevé que l'espèce vivra pendant une période plus longue donc que sa vitalité sera meilleure (car le milieu lui est très favorable).

II - RESULTATS ET INTERPRETATION

1 - Classement des biotopes en fonction de l'abondance des Opisthobranches mésopsammiques et du nombre d'espèces

Les valeurs moyennes d'abondance (Am) des Opisthobranches mésopsammiques dans chaque station ainsi que le nombre d'espèces (tableau 1) permettent de formuler quelques conclusions dans la recherche du milieu le plus favorable aux mollusques étudiés. Théoriquement, le milieu le plus favorable devrait être celui où sont récoltés à la fois, un maximum d'espèces et d'individus et inversement. En réalité (tableau 1), dans les biotopes étudiés, le maximum d'espèces n'est pas concomittant d'un nombre élevé d'individus (stations 8 et 9 par exemple) ; bien au contraire, et assez généralement, à un nombre élevé d'individus correspond un nombre moindre d'espèces. Compte tenu de ces réserves, j'ai défini quatre "qualités" de milieux pour les Opisthobranches mésopsammiques (tableau 2).

1.1. Des milieux "très favorables"

Dans de tels milieux, le nombre d'espèces est maximum (12 espèces pour la région étudiée) mais l'abondance du groupe reste plutôt moyenne. Ces milieux très favorables apparaissent surtout comme des milieux bien équilibrés où toutes les espèces possibles sont représentées, même les plus rares. Tel est le cas de la station 8 où Am = 157 individus (valeur calculée sur 126 prélèvements). Cette relative pauvreté en individus avait été expliquée (Poizat, 1978 a) par l'extension très importante de l'espace sableux vertical dont disposent les animaux dans de tels milieux où ils peuvent s'enfouir profondément et pour certains d'entre eux, échapper ainsi aux engins de récolte utilisés (les dragues).

Station		Hydrodynamisme (cf. tableau 1)	Opisthobranches mésopsammiques (Cf. tableau 1)		Qualité du milieu
Numéro	Profondeur (m)		Nombre d'espèces	Am/50 dm^3 sable	
8	17	élevé	12	157	très favorable
27	20	fort	11	226	favorable
14	7	élevé	9	179	
25	45	peu élevé	9	331	
16	16		9	275	
6	20		9	156	
1	11	moyen	11	212	
26	40		9	267	
13	10		10	167	
2	12	peu élevé	7	278	peu favorable
9	37	moyen	11	64	
4	11		7	115	
5	18		7	130	
24	25	fort	3	30	défavorable
12	16	faible	8	17	
3	20		6	63	

Tableau 2 = Recherche du milieu le plus favorable aux Opisthobranches mésopsammiques en fonction de leur abondance moyenne (Am) et du nombre d'espèces

1.2. Des milieux "favorables"

J'ai considéré comme favorables les stations où l'abondance moyenne des Opisthobranches mésopsammiques dépasse 150 individus avec un nombre total d'espèces supérieur ou égal à 9.

1.2.1. A l'extérieur de la baie de Marseille

On observe des milieux favorables dans presque tous les degrés d'hydrodynamisme, sauf le degré faible qui est toujours défavorable comme d'ailleurs le degré supérieur de l'hydrodynamisme fort.

- Hydrodynamisme fort. On y observe une abondance moyenne élevée (Am : 226 individus) pour 11 espèces (station 27).

- Hydrodynamisme élevé. La station 14 appartient à la catégorie des milieux favorables avec une abondance de 179 individus pour 9 espèces.

- Hydrodynamisme peu élevé. On y enregistre dans les deux stations concernées 9 espèces pour une abondance maximale de 331 individus à la station 25 et 275 individus à la station 16.

- Hydrodynamisme moyen. On compte de 9 à 11 espèces pour des abondances moyennes allant de 167 à 267 individus : station 26 avec 9 espèces pour 267 individus ; et station 13 avec 10 espèces et 167 individus.

1.2.2. A l'intérieur de la baie de Marseille

Les milieux favorables ne sont observés qu'en hydrodynamisme peu élevé (station 6) et au degré supérieur de l'hydrodynamisme moyen (station 1).

1.3. Des milieux "peu favorables"

J'ai rattaché à cette catégorie, les milieux où l'abondance des Opisthobranches mésopsammiques est nettement inférieure à 100 (quel que soit le nombre d'espèces)et ceux où le nombre d'espèces ne dépasse pas 7 (quelle que soit l'abondance).

. A l'extérieur de la baie de Marseille

On ne relève guère dans ce cas que la station 9, à hydrodynamisme moyen, où l'abondance moyenne est très faible (64 individus) avec cependant 11 espèces.

. A l'intérieur de la baie de Marseille

C'est aussi en hydrodynamisme moyen que l'on observe ce type de milieu : station 5 (130 individus, 7 espèces) ; station 4 (115 individus, 7 espèces). En hydrodynamisme peu élevé, la station 2 est rattachée à cette catégorie (7 espèces seulement pour 278 individus).

1.4. Des milieux "défavorables"

Il s'agit de tous les milieux où, soit l'abondance des Opisthobranches mésopsammiques est inférieure à 50 individus, soit le nombre total d'espèces est faible. C'est dans le degré supérieur de l'hydrodynamisme fort (station 24) ou en hydrodynamisme faible que l'on rencontre ce type de milieu. La station 12 est un bel exemple d'hydrodynamisme faible où Am = 17 individus.

2. Recherche du milieu de "vitalité maximale" des 6 espèces dominantes d'Opisthobranches mésopsammiques

Par hypothèse, j'ai considéré que "plus les spécimens de chaque espèce d'Opisthobranches atteignent une taille limite supérieure élevée, meilleure est leur vitalité". Il est certain que de nombreux facteurs externes peuvent jouer considérablement sur la taille maximale atteinte par les organismes aquatiques et en particulier, la température et la densité de groupement (Chevalier et al., 1974) sans que, pour cela, les conditions de vie puissent être qualifiées de meilleures ou de moins bonnes. Ainsi, selon ces Auteurs (p. 601) : " à température égale, plus la densité de population est forte, plus la taille limite est faible, mais cette limite est atteinte plus rapidement grâce à une croissance initiale plus élevée. De même, pour des groupements identiques, plus la température est élevée, plus la taille limite est faible, mais cette limite est atteinte plus rapidement grâce à la croissance initiale plus élevée". Toutefois, dans mon étude, et en contradiction apparente avec ces deux règles, ce sont les biotopes les moins profonds, c'est à dire de température moyenne plus élevée, qui recèlent les spécimens les plus nombreux et les plus grands. En conséquence, et dans les limites bathymétriques fixées par ce travail, on peut considérer que l'hydrodynamisme qui détermine la qualité des substrats sédimentaires (soit graviers, soit sables grossiers, moyens ou fins) et par suite, l'importance de l'espace interstitiel, peut être valablement retenu comme unique élément de comparaison des divers milieux définis précédemment (tableau 2), sans pour autant nier le rôle du groupement ou de la température. C'est pourquoi, dans cette recherche du milieu de "vitalité maximale", j'ai tenté d'établir une relation entre la "longueur maximale" des spécimens de chaque espèce et la granulométrie du sédiment, en comparant l'indice "L. max" avec la moyenne sédimentaire $Ms = \frac{Ø25 + Ø50 + Ø75}{3}$ mm, représentative de l'hydrodynamisme des biotopes (tableau 3).

On note tout de suite, que les 6 espèces prises en considération, ont une "longueur maximale" relativement faible dans les milieux défavorables ou peu favorables par comparaison avec les valeurs mesurées dans les milieux favorables ou très favorables (sables grossiers, très grossiers ou graviers occupés par les biocoenoses SGCF et DC). Dans ces milieux favorables ou très favorables, les diverses espèces d'Opisthobranches mésopsammiques atteignent des longueurs limites plus élevées et apparaissent de ce fait, conformément à l'hypothèse adoptée plus haut, en état de vitalité maximale. L'appréciation de cette donnée permet de renforcer les indications obtenues par les calculs de dominance, dans la recherche de la signification écologique des espèces.

Ms (mm) (Cf. Tab.3)	Station	Hydrodynamisme (cf. tab.1)	Qualité du milieu (Cf. Tab.2)	L. max (mm) des espèces					
				Hedylopsis spiculifera	*Microhedyle glandulifera*	*M. milaschewitchii*	*Philinoglossa helgolandica*	*Philine catena*	*Embletonia pulchra*
3,083	24	fort	défavorable	3,25	-	1,40	-	1,10	1,50
2,312	27		favorable	5,00	2,50	2,50	2,00	2,40	2,00
1,817	14	élevé	favorable	3,50	?	-	?	2,80	2,50
1,376	8		très favorable	5,00	3,50	5,75	2,50	5,00	3,00
1,237	2	peu élevé	peu favorable	4,00	-	?	1,90	3,25	2,00
1,217	16		favorable	5,50	2,50	2,25	2,25	4,50	2,25
1,178	6		"	4,75	3,25	2,75	2,25	3,75	3,50
1,005	25		"	4,00	1,75	2,50	2,25	3,40	1,00
0,938	26	moyen	favorable	4,00	2,00	2,50	1,75	2,50	1,75
0,907	9		peu favorable	3,50	2,50	2,50	1,50	4,75	3,00
0,904	13		favorable	4,00	3,00	2,20	1,80	5,75	3,00
0,895	1		"	4,75	3,00	3,50	2,00	5,00	2,75
0,866	4		peu favorable	3,75	1,50	-	-	3,50	2,50
0,757	5		"	4,50	1,20	1,90	-	4,75	2,50
0,703	3		défavorable	4,00	1,50	-	-	3,00	3,00
0,372	12	faible	défavorable	2,75	1,50	-	0,90	3,25	2,00

Tableau 3 - Relation entre la granulométrie du sédiment exprimée par la moyenne sédimentaire $Ms = \frac{Ø25 + Ø50 + Ø75}{3}$ mm et la longueur maximale des adultes (L. max)

3. Signification écologique des Opisthobranches mésopsammiques.

Parmi les 12 espèces d'Opisthobranches mésopsammiques récoltés dans l'ensemble de la région marseillaise, 6 seulement sont suffisamment abondantes pour permettre la détermination de leur signification écologique par l'utilisation conjointe des valeurs d'abondance-dominance (tableau 1) et de l'indice L. max. de vitalité (tableau 3).

3.1. les six espèces dominantes

3.1.1. *Hedylopsis spiculifera*

Cette espèce est présente dans la presque totalité des stations de la région marseillaise, sauf dans celles qui souffrent d'un hydrodynamisme faible. Dans les milieux de graviers et sables très grossiers (tableau 1) elle affiche une dominance moyenne supérieure au moins du double de ce qu'elle montre dans les milieux de sables peu grossiers. C'est dans ces milieux de sables très grossiers et de graviers occupés par la biocoenose SGCF qu'*H. spiculifera* a l'indice de vitalité le plus élevé (tableau 3) : stations 16 (L. max = 5,50 mm), 8 et 27 (L. max = 5,00). Or, ces divers milieux ont été qualifiés précédemment de très favorables ou favorables aux Opisthobranches mésopsammiques (tableau 2). Notons qu'*Hedylopsis spiculifera* est en état de vitalité réduite dans divers autres milieux d'hydrodynamisme faible où le sédiment est moyen. Tel est le cas de la station 12 où, en plus d'une abondance-dominance minime, *H. spiculifera* affiche une vitalité minimale (L. max = 2,75 mm). Pour toutes ces raisons, je définis *Hedylopsis spiculifera* comme une espèce *gravellicole caractéristique préférentielle de la biocoenose SGCF* (tableau 4). Dans tous les biotopes, où cette biocoenose est plus ou moins en mélange avec celle du DC (où plus ou moins polluée ou supplantée par DC) : stations 1, 25, 26, etc ., *H. spiculifera* est en état de vitalité plus faible et sa dominance est également moindre.

3.1.2. *Microhedyle glandulifera*

Cette espèce est présente dans tous les milieux où le sédiment n'est ni un sable trop fin et trop envasé (fraction vase < 5 %) indiquant un hydrodynamisme faible, ni un gravier indiquant un hydrodynamisme excessif. En outre, pour cette espèce, il y a coïncidence entre une dominance moyenne supérieure à 20 % (tableau 1) et un état de vitalité maximale (L. max = 3,50 mm) dans un milieu (station 8) jugé précédemment comme très favorable aux Opisthobranches mésopsammiques (tableau 2). Toutefois, des longueurs maximales supérieures à 3 mm sont également observées aux stations 6 (Dm = 13,78 %) 13 (Dm = 1,70 %) et 1 (Dm= 21,92%). Enfin, on remarque des valeurs de dominance très élevées dans certaines stations : 23,06 % à la station 9 (L. max = 2,5 mm) ; 66,01 % à la station 25, (L. max = 1,75 mm), et même 68,94 % à la station 26 (L. max = 2,00 mm). En réalité, ces deux dernières stations n'ont été suivies que du 28 mai au 18 octobre 1976, alors que, comme le montrent les résultats obtenus dans les stations suivies pendant plusieurs années, les longueur maximales importantes sont observées pour cette espèce, de novembre à avril-mai. Ceci montre avec quelle réserve il faut utiliser l'indice L. max. d'une espèce donnée comme critère de vitalité. Ce critère n'est valable que si l'espèce a été étudiée pendant au moins un cycle complet. Je pense donc que, pour *M. glandulifera*, les milieux les plus favorables sont représentés par le débouché des calanques d'Envau et de Port-Pin (biocoenose DC plus ou moins mélangée avec les SGCF), et que la station 1 (DC pollué) et la station 8 (SGCF à l'état pur) correspondent seulement à des milieux favorables. *M. glandulifera* apparait en état de vitalité réduite (L. max. < 1,50 mm) à la station 12 où le sédiment est un sable moyen, dans les stations très polluées des criques de la côte nord de l'île Ratonneau (stations 4 et 5) où Dm ne dépasse pas respectivement 0,32 et 0,90 % (espèce accidentelle dans ce milieu).

En définitive, pour toutes ces raisons, *M. glandulifera* apparaît comme une espèce *gravellicole caractéristique préférentielle de la biocoenose DC* (tableau 4).

3.1.3. *Microhedyle milaschewitschii*

Cette espèce, présente dans 13 des 28 stations particulièrement étudiées dans ce travail a une dominance très faible (Dm = 11,27 % à la station 1) dans l'ensemble des stations situées à l'intérieur de la baie de Marseille. Par contre, à l'exté-

rieur de la baie de Marseille, on observe des dominances plus importantes partout où le sédiment comporte des fractions sable grossier et gravier et où l'envasement est très faible ou nul. *M. milaschewitschii* est absent des milieux envasés (hydrodynamisme faible) et domine très nettement en hydrodynamisme fort.

Signification écologique	Espèces
Gravellicoles caractéristiques préférentielles de la biocoenose SGCF	*Hedylopsis spiculifera*✱ *Microhedyle milaschewitschii*✱ *Philinoglossa helgolandica*✱ *P. (Abavopsis) latosoleata*
Gravellicoles caractéristiques préférentielles de la biocoenose DC	*Microhedyle glandulifera*✱ *Philine catena*✱ *P. scabra*
Sabulicoles tolérantes	*Philine sp.* *Pseudovermis papillifera* *Platyhedyle denudata*
Vasicole tolérante ou Lre ?	*Philine quadrata*
Gravellicole de surface du sédiment, liée aux Herbiers de Posidonies ou aux sédiments qui en dépendent	*Embletonia pulchra*✱

Tableau 4 - Signification écologique des Opisthobranches mésopsammiques (✱espèces dominantes)

M. milaschewitschii est en vitalité maximale (L. max. = 5,75 mm) à la station 8 (tableau 3) où l'on rencontre la biocoenose SGCF à l'état pur. Cependant, dans ce milieu très favorable aux Opisthobranches mésopsammiques, *M. milaschewitschii* ne figure qu'avec une dominance de 6,20 % (tableau 1). A la station 1, la valeur de L. max. est de 3,50 mm avec cependant une dominance de 11,27 %. Cette espèce ne domine largement qu'au débouché de la calanque de Port-Miou (station 27) avec 38,28 %, mais n'y atteint que 2,50 mm. Dans cette station, à l'exemple des débouchés des calanques d'Envau et de Port-Pin, les récoltes n'ont été effectuées qu'entre le 21 juin et le 18 octobre 1976 et de la sorte l'indice L. max. faible (2,50 mm) est certainement sous-évalué. En définitive, les milieux très favorables à cette espèce sont les biotopes de sables très grossiers et de graviers : stations 8 et 27. Ailleurs, elle est en état de vitalité plus ou moins réduite, y compris au débouché de la calanque de l'Oule (station 24), milieu d'hydrodynamisme excessif, où cependant, avec une dominance de 40 %, elle parvient à se maintenir.

En conclusion, par sa dominance de 38,28 % dans les graviers à Amphioxus du débouché de la calanque de Port-Miou (station 27) sa vitalité maximale dans les sables grossiers de la station 8 (SGCF), sa dominance inférieure à 12 % dans les milieux occupés par la biocoenose DC plus ou moins à l'état pur (station 1) je définis *M. milaschewitschii* comme une espèce *gravellicole caractéristique préférentielle de la biocoenose SGCF* (tableau 4).

3.1.4. *Philinoglossa helgolandica*

Comme la précédente, cette espèce est rare et peu dominante dans les diverses stations plus ou moins polluées de la baie de Marseille (Dm = 3,92 % au maximum, à la station 1). Elle n'y est présente, en fait, qu'en hydrodynamisme peu élevé (station 6) et au degré supérieur de l'hydrodynamisme moyen (station 1). A l'extérieur de la baie de Marseille, *P. helgolandica* est mieux représenté dans la plupart des stations dont l'envasement ne dépasse guère 1,25 % (tableau 1). Elle est totalement absente en hydrodynamisme faible sauf à la station 12 où le sédiment est moyen mais non envasé. Elle est mieux représentée en hydrodynamismes moyen ou peu élevé. Mais ce n'est qu'en hydrodynamismes élevé et fort qu'elle abonde et qu'elle montre une vitalité maximale (L. max = 2,50 mm à la station 8). Sa vitalité est minimale à la station 12 (L. max = 0,90 mm) et faible à la

station 9 (L.max = 1.50 mm) où sa dominance n'est que de 4.25%.

P. helgolandica qui est présent dans les sables grossiers et graviers occupés par la biocoenose SGCF avec une dominance (9,37 %) supérieure plus qu'au double de ce qu'elle est dans la biocoenose DC (3,92 %) est une espèce *gravellicole caractéristique préférentielle de la biocoenose SGCF* (tableau 4). On observe pour elle, tous les degrés de vitalité et de dominance dans les milieux où se mélangent plus ou moins les biocoenoses SGCF et DC (tableau 3).

3.1.5. *Philine catena*

Cette espèce domine nettement, souvent avec plus de 50 %, dans la plupart des stations situées à l'intérieur de la baie de Marseille (tableau 1), sauf si l'envasement est trop important ($>$ 5 %). Elle recherche des sédiments où les deux fractions sables grossiers et sables moyens prédominent et où une forte quantité de matières organiques transite sur le fond et se mélange au sable sans qu'il y ait formation d'une vraie fraction vaseuse.

A l'extérieur de la baie de Marseille, compte tenu de ce qui précède, il est normal de voir dominer largement *P. catena* partout où ce type de sédiment est observé et où les matières organiques abondent dans la masse d'eau. C'est le cas de la station 16 très exposée aux apports de l'émissaire de Cortiou (Bellan et al., 1975) et où *P. catena* domine avec 45,90 %. A des degrés moindres, la situation est la même à la station 13, où *P. catena* domine avec 37,12 %. Dans un milieu comme celui de la station 9 où la fraction vaseuse dépasse 1 %, sa dominance tombe à 24,53 %. On note 32,43 % à la station 21.A la station 12, cette espèce est présente avec une dominance Dm = 29,31 % mais, comme à la station 9, l'abondance moyenne des Gastéropodes est faible (17 individus/50 dm^3 de sédiment) et les rares individus observés n'atteignent jamais la taille des spécimens récoltés dans les milieux favorables. Enfin, *P. catena* a une dominance très faible en hydrodynamisme élevé ou fort, et absent en hydrodynamisme faible.

P. catena montre sa vitalité maximale (L. max = 5,75 mm et Dm = 37,12 %) à la station 13 et une vitalité très bonne aux stations 1 (L. max = 5,00 mm, Dm = 34,39 %) et 8 (L. max = 5,00 mm, mais Dm = 12,09 % seulement). Cette espèce est encore en bonne vitalité aux stations 5 (L. max = 4,75, Dm = 49,32 %) 9 (L. max = 4,75 mm mais Dm = 24,53 % seulement) et 16 (L. max = 4,50 mm, Dm = 45,90 %). Sa vitalité est minimale à la station 24 (L. max = 1,10 mm, Dm $\neq$ 0).

Pour l'ensemble des raisons précédentes et en particulier, sa dominance très forte de 38 à 65 % dans des milieux occupés par la biocoenose DC et sa vitalité maximale ou très bonne dans la plupart de ces milieux, *P. catena* est une espèce *gravellicole caractéristique préférentielle de la biocoenose DC* (tableau 4). Thompson (1976) assigne à cette espèce un milieu de vie assez différent : sous les pierres, dans les mares au niveau des basses mers.

3.1.6. *Embletonia pulchra*

Totalement absente des milieux à hydrodynamisme faible, cette espèce est mieux représentée à l'intérieur de la baie de Marseille dans les stations à hydrodynamisme peu élevé (station 6) et à l'extérieur de la baie de Marseille, dans les milieux à hydrodynamismes moyen, peu élevé et élevé. *E. pulchra* montre une forte dominance dans des stations qui, quelle que soit la profondeur entre 10 et 35 m, sont à proximité d'Herbiers de Posidonies encore relativement intacts en 1976 : station 6 (DM = 20,28 %), station 13 (Dm = 22,94 %), station 11 (Dm = 18,78 %) et station 14 (Dm = 38,81 %). Par contre elle est plus rare, là où l'Herbier est éloigné pour des raisons bathymétriques : stations 25 (Dm = 0,38 %), 26 (Dm = 1,80 %), et 9 (Dm = 7,65 %) ou alors là où l'Herbier a disparu par suite de la pollution (ensemble des stations de la baie de Marseille sauf la station 6). La vitalité de cette espèce est maximale ou très bonne dans les stations du premier type (L. max = 3,50 mm à la station 6), moins bonne ou faible dans les autres : vitalité minimale a la station 25 (L. max = 1,00 mm).

Pour toutes ces raisons, *E. pulchra* apparaît comme une *espèce de surface du sédiment*, vivant à proximité des Herbiers où elle bénéficie de gros débris

coquilliers sur lesquels elle se tient parfois en grand nombre (espèce gravellicole) (tableau 4). Thompson et Brown (1976) la signalent sur des hydraires *(Hydrallmania, Nemertesia)* de la zone intertidale et des eaux peu profondes. Cette espèce avait été récoltée sur une pierre à basse mer par Alder et Hancock (1844).

3.2. Les autres Opisthobranches. Comme cela apparaît plus haut (tableau 1), l'effectif des six espèces concernées est resté extrêmement modeste. Aussi, pour éviter des longueurs dans le texte, l'interprétation des données obtenues sur ce matériel ne sera pas développée ici. Cependant, leur signification écologique discutée dans un travail précédent (Poizat, 1978 a) est consignée dans le tableau 4. Rappelons seulement qu'il s'agit de *Philinoglossa (Abavopsis) latosoleata, Platyhedyle denudata, Pseudovermis papillifera, Philine scabra, Philine quadrata, Philine sp.*

CONCLUSIONS

Une étude écologique à long terme de Gastéropodes Opisthobranches mésopsammiques dans la région marseillaise, a conduit à y mettre à jour un groupe assez remarquable comportant une douzaine d'espèces. Bien que très peu abondant quantitativement, ce matériel qui se rencontre de façon constante dans des milieux sableux infralittoraux et circalittoraux bien définis (biocoenoses SGCF et DC à l'état pur ou plus ou moins en mélange) a pu être caractérisé d'un point de vue écologique. Quatre des douze espèces ont ainsi été classées comme "*gravellicoles caractéristiques préférentielles de la biocoenose SGCF*, tandis que trois autres étaient définies comme "*gravellicoles caractéristiques préférentielles de la biocoenose DC*".

Assez généralement, l'effectif de ces Opisthobranches est plus diversifié dans les secteurs peu ou non pollués. Dans de tels secteurs, le nombre maximum de 12 espèces est régulièrement atteint dans les biotopes à SGCF, pour peu que les prélèvements soient effectués saisonnièrement pendant une année au moins alors que dans les biotopes de moindre hydrodynamisme (biocoenose DC), l'effectif maximum dépasse rarement 10 espèces. Mais que le facteur pollution intervienne dans ce contexte, et la diversité des Opisthobranches mésopsammiques diminue partout; ce processus a une acuité d'autant plus forte que l'hydrodynamisme des biotopes est plus faible (biocoenose DC) ce qui les rend plus vulnérables : il n'y subsiste plus alors que quelques espèces, mais parfois aucune.

De telles observations nous ont incités à rechercher au sein de ce groupe de Gastéropodes, d'éventuelles espèces indicatrices de pureté des substrats sédimentaires. Ces dernières, à l'inverse des "indicatrices de pollution" pourraient être "sensibles" à ce facteur. De ce fait, leur *absence prolongée*, dans certains biotopes où elles devraient normalement se trouver, pourrait être l'indice d'un début de destruction de ces milieux. Ces données seront développées dans un travail complémentaire en cours.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALDER, J., HANCOCK, A., 1844 - Description of *Pterochilus* a new species of Nudibranchiate Mollusca and two new species of *Doris. Ann. Mag. nat. Hist.*, 14, 329-331.

BELLAN, G., KAIM-MALKA, R.A., PICARD, J., 1975 - Evolution récente des différentes auréoles de pollution marine des substrats meubles liées au grand collecteur de Marseille-Cortiou. *Bull. Ecol.*, 6 (2) , 57-66

CHEVALIER, F., MOCQUARD, J.P. et TARDY, J., 1974 - Croissance et précocité d'*Aeolidiella alderi* (Cocks), (Mollusque Nudibranche) : Effets du groupement et de la température. *Bull. Soc. zool. France*, 99(4), 601-621.

PICARD, J., 1965 - Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines de substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 52 (36), 1-160.

POIZAT, C., 1971 - Etude préliminaire des Gastéropodes Opisthobranches de quelques sables marins du Golfe de Marseille. *Téthys* 3 (4), 875-896.

POIZAT, C., 1975 - Technique de concentration des Gastéropodes Opisthobranches mésopsammiques en vue d'études quantitatives. *Cah. Biol. mar.*, 16, 475-481.

POIZAT, C., 1976 - Recherche des paramètres écologiques favorables à l'existence du Gastéropode opisthobranche Acochlidiacea, *Platyhedyle,* Salvini-Plawen, 1973, dans des sédiments marins des environs de Marseille. *Haliotis* 7, 31-38.

POIZAT, C., VICENTE, N., 1977 - Données préliminaires sur l'écologie et la biologie de quelques Gastéropodes opisthobranches du Skagerrak (Suède occidentale). *Bull. Mus. Hist. nat.* (sér. 3), 439 (Ecol. gén. 34), 3-18.

POIZAT, C., 1978 a - Gastéropodes mésopsammiques de fonds sableux du Golfe de Marseille : écologie et reproduction. *Thèse Doctorat d'Etat. Marseille* (17 Juin 1978).

POIZAT, C., 1978 b - Gastéropodes mésopsammiques de la mer d'Irlande (Portaferry, Northern Ireland) : Ecologie et distribution. *Haliotis* 9 (2), 11-20.

POIZAT, C., 1980 (sous presse) - Gastéropodes Opisthobranches mésopsammiques du Skagerrak (Suède Occidentale) : distribution et dynamique de population. *Vie et Milieu.*

THOMPSON T.E., 1976 - Biology of opisthobranch molluscs. *Ray Society, London* 1, 1-207.

THOMPSON T.E., BROWN G.H., 1976 - British opisthobranch Molluscs. *Linnean Society* of London, *Academic Press,* 1-203.

HALIOTIS, 11, 1981
p. 213 à 223

LE CONTROLE BIOLOGIQUE DE *Lymnaea truncatula* Müller. BILAN D'UNE EXPERIMENTATION DE NEUF ANNEES EN HAUTE-VIENNE, FRANCE.

par

Daniel RONDELAUD,
Laboratoire de Biologie Expérimentale, Faculté des Sciences,
123, rue Albert-Thomas, 87060 - Limoges Cedex (*)

ABSTRACT.

The biological control of fascioliasis. About 9 years of experimentation in Haute-Vienne, France.

This report summarizes results obtained during 9 years of biological control against *Lymnaea truncatula* in Haute-Vienne, France. The efficiency of two biological methods against *L. truncatula*, the remote effects of these methods on the malacological fauna and the cases of check successively are analysed.

Four problems are discussed : (a) the possible infection of *L. glabra* by *Fasciola hepatica* in the field ; (b) the breeding methods for *Zonitidea* snails ; (c) the research after new predatory species of *L. truncatula* ; (d) the sensibilization of people to biological control of snails.

KEY WORDS : Biological control - *Lymnaea truncatula* - *Zonitidea* snails.

ETAT DE LA QUESTION.

Les limnées tronquées assurent le développement des formes larvaires d'un parasite : *Fasciola hepatica*. Aussi la prophylaxie de la maladie est-elle basée en partie sur la destruction de ces mollusques dans leurs habitats naturels.

Depuis 1970, nos recherches portent sur le contrôle biologique de ces limnées tronquées. Les techniques de lutte développées depuis plusieurs décennies contre les mollusques vecteurs des formes larvaires de *Schistosoma* sp. (revues de Hairston *et al.*, 1975 ; de Jordan *et al.*, 1980) sont inapplicables contre les limnées tronquées en raison de leur amphibiose. Mais il existe cependant de nombreux prédateurs (revues de Moens, 1974 ; de Godan, 1979) et les recherches se poursuivent pour analyser les caractéristiques de certaines espèces prédatrices comme les Diptères *Sciomyzidae* (Leclercq, 1978 ; Lindsay, 1979 ; Leclercq et Vala, 1980).

Le faible nombre d'espèces prédatrices de limnées tronquées en Haute-Vienne (Rondelaud, 1975 a, 1976 b, 1979 b) a conduit à sélectionner un mollusque Pulmoné terrestre : *Zonitoides*

(*) Adresse actuelle : Laboratoire d'Histologie, Faculté de Médecine, 2, rue du Docteur Marcland, 87032 - Limoges Cedex.

nitidus, comme agent de lutte biologique. Sa présence dans les habitats à limnées a permis de mettre au point deux techniques de lutte biologique de 1972 à 1980. Ce travail de synthèse se propose : (1) d'interpréter les principaux résultats fournis par l'emploi de ces techniques ; (2) d'indiquer les problèmes soulevés après l'application de ces techniques.

MATERIEL ET METHODES.

1 - Les types d'habitats à limnées tronquées.

Nous avons reconnu 5 types principaux d'habitats dans le département de la Haute-Vienne :

- (1) les extrêmités distales des rigoles de drainage superficiel dans les prairies marécageuses situées au fond des vallées ;

- (2) et (3) les jonçaies de pente ou de plateau situées le plus souvent à l'émergence de sources à écoulement intermittent ou permanent. Ces habitats ont une superficie réduite.

- (4) les zones à empreintes de sabots de bovins qui se superposent parfois aux 2 types d'habitats précités. Les bovins "truffent" d'empreintes ces zones qui sont dépourvues de drainage : les limnées y sont toujours très nombreuses.

- (5) les berges de rivière.

Les jonçaies de pente situées autour des sources à écoulement permanent sont des terrains à humidité permanente (Moens, 1974) ; en revanche tous les autres types d'habitats sont considérés comme des terrains à humidité intermittente.

Tous les habitats d'expérimentation sont l'objet d'un entretien régulier avec curage des rigoles de drainage -lorsqu'elles existent- en automne. La fauche de la végétation a lieu, soit au début de l'assèchement estival (fin juin - début juillet) pour les habitats traités par la 1ère technique de lutte (précisée ci-après), soit en septembre - octobre pour les habitats traités par la 2ème technique.

2 - Les mollusques prédateurs.

Trois espèces prédatrices ont été sélectionnées :

- (a) *Zonitoides nitidus*. Ce mollusque existe localement dans les prairies marécageuses, souvent en colonies abondantes. C'est un prédateur actif de limnées lors du retrait pré-estival des eaux sur les habitats à limnées. Ce prédateur présente cependant une "carence", car ses faibles dimensions (5-6 mm de diamètre à l'état adulte) ne lui permettent que la consommation de limnées de taille inférieure ou égale tandis que les proies de hauteur supérieure à 6 mm sont plus délaissées (Rondelaud, 1975 b).

- (b) *Oxychilus draparnaudi*. Cette espèce ne consomme que temporairement des proies. Sur terrain calcaire, il vit parfois avec *Zonitoides nitidus*. Les deux espèces se tolèrent tant qu'il y a des limnées à consommer. Son absence locale peut être palliée par l'emploi d'autres espèces d'*Oxychilus* ou d'*Aegopinella* (Rondelaud, 1977 b).

- (c) *Physa acuta*. Cette espèce n'est qu'un prédateur occasionnel en période chaude et est utilisée en association avec les deux espèces de *Zonitidae* précitées.

3 - Les techniques de lutte.

Ces techniques ont déjà été décrites (Rondelaud, 1975 a, 1976 a, 1977 c, 1978 c, 1979 a).

- (1) 1ère technique : toute la végétation hygrophile est fauchée au début de l'assèchement estival des habitats à limnées (généralement après le 15 juin). L'herbe fauchée est recueillie et rassemblée sur ces habitats de manière à constituer une couverture végétale de 10 à 15 cm d'épaisseur. L'humidité des habitats persiste ainsi plus longtemps ; les limnées présentes restent en activité retardant leur estivation. Les prédateurs venant du voisinage plus sec se réfugient sous le couvert végétal. Il en résulte une consommation accrue de limnées.

Si les prédateurs sont absents dans les habitats à limnées, ils peuvent être introduits à raison de 20 *Zonitoides* par m2 d'habitat à limnées ou encore à raison de 16 *Zonitoides* + 4 *Oxychilus* adultes par m2 si l'association *Zonitoides* + *Oxychilus* est utilisée. Ces prédateurs doivent être réintroduits au cours des années suivantes lorsque le contrôle porte sur des jonçaies de pente avec sources à écoulement intermittent.

Si la végétation hygrophile locale est insuffisante en quantité pour réaliser une couverture végétale d'épaisseur convenable, un apport de graminées mésophiles ou de paille permet de la compléter.

- (2) 2ème technique : il n'a a pas de fauche de la végétation des habitats à limnées. Seuls des prédateurs sont introduits au début de l'assèchement estival avant la disparition totale de l'eau stagnante.

Les nombres de prédateurs introduits s'élèvent à 60 par m2 d'habitat à limnées pour *Zonitoides* seul et à 48 + 12 pour l'association *Zonitoides* + *Oxychilus*. Par contre dans le cas de l'association de trois espèces prédatrices (Rondelaud, 1978 c), les chiffres s'élèvent respectivement à 10 + 16 + 4 par m2 pour *Physa* + *Zonitoides* + *Oxychilus*.

Les réintroductions de prédateurs ont lieu tous les ans en tenant compte du nombre des descendants décomptés avant l'application du contrôle.

Cette technique est à réserver aux terrains à humidité intermittente se desséchant très lentement (berges de rivière, ...).

4 - Le protocole d'étude.

Les aires colonisées par les limnées tronquées dans leurs habitats sont toujours de superficie réduite : de 5 m2 environ pour les jonçaies à 20-25 m2 pour les prairies de vallée et les berges de rivière.

Sur ces aires, les mollusques présents sont décomptés au début de l'assèchement estival des habitats : (a) au départ de l'expérimentation (valeurs de départ) ; (b) après 1, 2, 3, parfois 4 années d'application de l'une des techniques ; (c) éventuellement dans les 4 années qui suivent l'arrêt du traitement de ces habitats par voie biologique. Chaque dénombrement porte toujours sur la totalité des aires occupées par les limnées tronquées avant l'application du contrôle : les limnées tronquées et les autres espèces de mollusques présentes, y compris les prédateurs, sont alors comptées par chasse à vue et laissées en place.

Habitats traités	Prédateurs utilisés	après un contrôle de	Nombres de limnées tronquées (en %) retrouvés dans : Prairies marécageuses		Jonçaies de pente SI		Jonçaies de pente SP		Zones à E.S.B.		Berges de rivière	
1 ère technique	*Zonitoides nitidus*	1 an	11,5		5,1		29,2		7,3		5,03	
		2 ans	0,1	(15)	0,6	(20)	22,5	(5)	0,6	(2)	0,2	(15)
		3 ans	0		0		17,1		0		0	
	Zonitoides + *Oxychilus*	1 an	9,3		1,3		23,1		2,2		2,1	
		2 ans	0,2	(2)	0	(13)	17,5	(1)	0	(1)	0,1	(5)
		3 ans	0		-		15,6		-		-	
2 ème technique	*Zonitoides nitidus*	1 an	91,2		81,7		61,3		73,2		54,2	
		2 ans	87,3	(3)	63,2	(4)	47,6	(2)	57,3	(1)	31,3	(2)
		3 ans	95,3		56,5		32,1		23,2		27,6	
		4 ans	88,7		43,7		15,4		9,3		11,4	
	Zonitoides + *Oxychilus*	1 an			62,3		41,5				39,2	
		2 ans	-		31,3	(5)	27,2	(1)	-		17,2	(2)
		3 ans			24,6		11,7				7,1	
	Zonitoides + *Oxych.* + *Physa*	1 an			17,3		41,5				26,3	
		2 ans	-		5,1	(6)	27,2	(1)	-		4,3	(1)
		3 ans			0		11,7				0	

Tableau I : Evolution des nombres de limnées tronquées sur les 5 types d'habitats en Haute-Vienne après 1, 2, 3 ou 4 années de contrôle biologique par rapport aux effectifs initiaux de départ (100 %). Les chiffres entre parenthèses indiquent les nombres d'habitats traités.

SI : source à écoulement intermittent ; SP : source à écoulement permanent ; E.S.B. : empreintes de sabots de bovins

Ces aires ont fait également l'objet d'autres dénombrements réalisés lors de la survenue des premières pluies précédant la remise en eau (fin août), mais les valeurs recueillies ne sont pas présentées dans le cadre de ce travail.

Les chiffres établis sur les habitats de l'un des 5 types précités sont ramenés à une moyenne par type et exprimés en pourcentages. La comparaison s'effectue par rapport aux valeurs de départ correspondant à 100 pour 100.

INTERPRETATION DES PRINCIPAUX RESULTATS.

1 - L'élimination des limnées tronquées.

Les résultats obtenus sur les habitats des 5 types sont précisés sur le tableau I. Ils correspondent aux nombres de limnées tronquées (en %) retrouvés : (a) dans les 107 stations d'expérimentation traitées par voie biologique avec mention du nombre d'habitats par type ; (b) pour chaque année de contrôle ; (c) pour chaque catégorie de prédateurs utilisée.

L'élimination des limnées tronquées est fonction :

- (1) de la technique utilisée.

Deux années d'application de la 1ère technique sont suffisantes pour éliminer les limnées de la plupart des habitats à humidité intermittente ; une troisième année est nécessaire pour certains d'entre eux. En revanche dans les jonçaies à humidité permanente, les mollusques persistent toujours en nombres assez élevés (15-17 %) après un contrôle de 3 ans.

La 2ème technique se révèle moins efficace que la 1ère technique. Les limnées n'ont complètement disparu de certaines jonçaies ou de berges de rivière qu'après 3 années de contrôle. L'introduction régulière de prédateurs sur les jonçaies de pente, les zones d'empreintes de sabots de bovins et les berges de rivière n'entraîne le plus souvent qu'une diminution graduelle du nombre de limnées tronquées sur les habitats. Enfin dans les prairies marécageuses, l'apport supplémentaire de *Zonitoides* aux prédateurs indigènes n'influe pas sur la dynamique des populations locales de limnées.

- (2) de la nature des prédateurs introduits.

Dans les habitats traités par la 2ème technique, l'association de 3 espèces prédatrices : *Physa* + *Zonitoides* + *Oxychilus* se révèle plus efficace vis-à-vis des limnées tronquées que les mollusques *Zonitidae* seuls. L'emploi de cette association ne peut se faire qu' avec la 2ème technique, car les physes meurent rapidement lorsqu'elles sont plaçées sous couverture végétale (1ère technique).

Dans les prairies marécageuses, il n'existe pas de différence nette entre les effets de *Zonitoides nitidus* ou de l'association *Zonitoides* + *Oxychilus* sur les nombres de limnées. Dans les autres types d'habitats, l'association des deux mollusques prédateurs est par contre plus active que *Zonitoides* utilisé seul, quelle que soit la technique utilisée.

Il faut noter que seuls 17 habitats ont été "nettoyés" de leurs limnées tronquées après une seule année de contrôle : ce résultat peut s'expliquer par l'existence d'une "réaction de fuite" que présentent les limnées tronquées vis-à-vis de leurs prédateurs (Rondelaud, 1978 a).

2 - Les effets à long terme de ce contrôle.

Ces effets n'ont été analysés que dans les habitats traités par la 1ère technique.

Si la 1ère technique est appliquée pendant 5 années consécutives sur une prairie marécageuse présentant des *Zonitoides* indigènes, le type de proie consommée évolue en fonction de la durée de l'expérimentation (Rondelaud, 1978 b). Les limnées tronquées constituent les premières proies des *Zonitoides* et disparaissent après un contrôle de 2 ans. A partir de la 3ème année d'expérimentation, la prédation des *Zonitoides* porte sur *Lymnaea glabra* et sur *Succinea* sp. avec élimination des limnées de l'habitat en 5 ans de contrôle. Les autres espèces de mollusques ne sont guère affectées par la prédation des *Zonitoides*. Ces derniers passent par un maximum au cours de la 2ème année de contrôle avant de revenir par la suite à des valeurs plus basses.

Si on arrête le contrôle dans les habitats après la disparition des limnées tronquées, la dynamique des populations évolue de manière différente selon l'espèce du mollusque (Rondelaud, 1980 d, 1981). Après un contrôle de 3 années, certaines populations de *L. glabra* ont présenté une expansion temporaire ou permanente de leurs effectifs. Les populations de succinées se sont reconstituées en 2 ans. Les *Zonitoides* introduits ne se sont maintenus que dans les prairies où l'espèce vit naturellement ; il n'y a pas eu d'implantation stable dans les autres types d'habitats. *Oxychilus* ne s'est maintenu que temporairement dans certains habitats.

Après l'arrêt du contrôle, certains habitats ont été réenvahis par les limnées tronquées. Les berges de rivière traitées ont été recolonisées à partir de la 2ème année post-traitement, certaines prairies de vallée à partir de la 3ème année et certaines jonçaies à partir de la 4ème année. Pour les berges de rivière, la réinvasion s'est produite lors de l'inondation hivernale d'habitats non traités situés en amont ; pour les autres types d'habitats, la recolonisation s'est opérée graduellement par rhéotropisme des mollusques (Moens, 1981 a) à partir du système de drainage de pâtures adjacentes non traitées.

3 - Les facteurs d'échec.

Sur 19 localités traitées par la 1ère technique avec *Zonitoides nitidus*, des résultats négatifs ont été obtenus (Rondelaud, 1980 e) ; ils peuvent s'expliquer par les effets de l'un des 6 facteurs suivants : (1) les précipitations atmosphériques fournissant une hauteur d'eau supérieure à 8 mm durant les 10 premiers jours de l'expérimentation ; (2) la présence de pierres semi-enterrées trop nombreuses sur l'habitat ; (3) le traitement préalable des habitats par voie chimique 1 à 2 jours avant l'application de la lutte biologique ; (4) la qualité de la couverture végétale : luzerne et trèfle semblent plus nocifs ; (5) le "parasitisme" des *Zonitoides* par des acariens phorétiques (*Riccardoella limacum* : Moens, 1981 b) ; (6) le comportement particulier de certains troupeaux d'ovins qui utilisent les rigoles de drainage superficiel comme voies de passage.

LES PROBLEMES SOULEVES.

L'application du contrôle biologique sur les habitats à limnées tronquées en Haute-Vienne a soulevé 4 nouveaux problèmes. Ceux-ci sont traités ci-après par ordre d'importance décroissante.

1 - *Premier problème* : vérifier sur le terrain si *L. glabra* peut assurer la transmission de la fasciolose en l'absence de *L. truncatula*.

L'expansion démographique que présentent certaines colonies de *L. glabra* dans les habitats traités par voie biologique pose un problème d'ordre parasitologique. *L. glabra* en effet a été reconnue comme vecteur intermédiaire de *Fasciola hepatica* (Kendall, 1949, 1965 ; Boray, 1971). Il était utile de vérifier si cette limnée pouvait assurer ou non la continuité du cycle fasciolien après l'élimination des limnées tronquées de leurs habitats.

En Haute-Vienne, *L. glabra* assure le développement des formes larvaires de *Fasciola hepatica*. Cette constatation repose :

- sur des arguments indirects : (1) une enquête malacologique a porté en 1970 sur 35 exploitations agricoles du nord de la Haute-Vienne signalées pour les pertes animales importantes consécutives à la fasciolose de 1968-1969 (Duret, 1969 ; Leimbacher, 1970) ; deux exploitations n'ont montré la présence que de *L. glabra* en microcolonies sur toutes les pâtures (Vareille-Morel et Rondelaud, résultats non publiés) ; (2) *L. glabra* a été retrouvée comme seule espèce de limnée lors de l'inventaire malacologique de certaines cressonnières à l'origine de cas de distomatose humaine (Rondelaud, 1978 d, 1980 b).

- sur des arguments directs : des cercaires viables de *Fasciola hepatica* ont été obtenues à partir de jeunes individus de *L. glabra* soumis aux miracidiums et élevés dans les conditions du laboratoire. Seuls des individus de hauteur égale ou inférieure à 1 mm ont pu être infestés et la prévalence ne dépasse pas 30 % (Busson, 1980).

En revanche les prospections réalisées sur le terrain dans les habitats traités ou non par voie biologique (Ensergueix, 1975) n'ont pas révélé à l'heure actuelle la présence d'individus de *L. glabra* infestés par *Fasciola hepatica*.

2 - *Deuxième problème* : mettre au point des méthodes permettant l'élevage intensif de *Zonitoides nitidus* et d'*Oxychilus draparnaudi*.

Les premiers essais (Rondelaud, 1976 c) ont montré qu'une alimentation mixte : foie frais - salade permet d'élever de jeunes sujets des deux espèces jusqu'au stade de maturité en 4 mois environ. Le cannibalisme que présente *Oxychilus* avec le type d'alimentation précité est fortement réduit lorsqu'on utilise une alimentation à base de tranches de pommes de terre en lyse mêlées à de la nourriture animale pour poissons (Rondelaud, 1980 a). Moens (1981 b) obtient les mêmes résultats en proposant aux *Zonitoides* une alimentation mixte : carottes + feuilles de féverolles avec de la nourriture animale pour poissons en supplément.

Ces techniques nécessitent toutes un temps de main-d'oeuvre assez important et ne fournissent qu'une production limitée de prédateurs. Aussi avons-nous recherché des méthodes simples qui permettent dans le cadre d'une exploitation agricole d'obtenir de grandes quantités de prédateurs avec un temps de main-d'oeuvre réduit. Des essais ont été menés pendant 2 ans en cave sombre, humide (60 - 80 % H.R.) avec une température de 12° à 18° C : une couche de 20 cm de pommes de terre ou de betteraves non chaulées reposant sur du sable permet le développement des jeunes *Oxychilus* jusqu'à l'état adulte en 10 mois environ avec une concentration de 30 à 45 individus par m2 ; les résultats ont par contre été négatifs avec *Zonitoides nitidus* (Rondelaud, résultats non publiés).

Des recherches sont actuellement en cours (Rondelaud, 1980 c) et portent sur l'écologie de *Zonitoides* dans ses habitats naturels en vue de déterminer les facteurs qui régissent la vie de cette espèce en dehors de la période estivale.

3 - *Troisième problème* : rechercher de nouvelles espèces prédatrices ou compétitrices pouvant agir en synergie avec *Zonitoides nitidus*.

- lors de la phase d'immersion des habitats.

De fortes concentrations de *Potamopyrgus jenkinsi* (Rondelaud, 1977 a) exercent une compétition efficace vis-à-vis des limnées tronquées : celles-ci présentent une baisse de fécondité et s'émergent plus tôt dans la saison. L'utilisation de cette espèce est cependant limitée par sa dépendance étroite vis-à-vis d'un niveau d'eau permanent. Les recherches ont été abandonnées en raison des risques de colonisation des cours d'eau par des individus qui "s'échapperaient" lors des expérimentations : en effet le département de la Haute-Vienne ne semble pas être encore envahi par cette espèce (Réal, 1973).

L'emploi d'insectes prédateurs : *Dytiscus* sp. n'a fourni que des résultats peu significatifs sur le terrain (Rondelaud, 1979 b).

Des recherches sont encore nécessaires pour sélectionner une espèce prédatrice "idéale" en milieu immergé pouvant agir en association avec les prédateurs terrestres. A ce sujet les Diptères *Sciomyzidae* autorisent beaucoup d'espoir en raison de la présence d'*Hydromya dorsalis* en Haute-Vienne (Reidenbach, 1980).

- lors de la phase d'assèchement des habitats.

La malacophagie de 8 espèces ou sous-espèces de Mollusques *Zonitidae* a été testée au laboratoire : ces essais montrent que l'absence locale d'*Oxychilus draparnaudi* peut être palliée par l'emploi d'autres espèces d'*Oxychilus* ou d'*Aegopinella* (Rondelaud, 1977 b).

Zonites algirus ne présente qu'une malacophagie passive : cette espèce n'est pas prédatrice dans les conditions du laboratoire ou sur le terrain (Rondelaud, résultats non publiés).

Certaines espèces d'*Oxychilus* français restent encore à tester au niveau de leur malacophagie. Mais ces recherches sont rendues difficiles, soit par la rareté des espèces (*O. alliarius*, *O. glaber* : Riedel, 1975), soit par l'existence de conditions écologiques particulières (*O. cellarius*).

4 - *Quatrième problème* : sensibiliser les éleveurs à l'application de la lutte biologique.

Les réactions de 122 éleveurs du nord de la Haute-Vienne à l'égard du contrôle biologique ont déjà été publiées (Rondelaud, 1979 a). Seuls 10 % des éleveurs (*) ont appliqué ce type de contrôle sur leurs exploitations (1ère technique + *Zonitoides nitidus*) tandis que 29 % se sont montrés favorables, mais sans application ; pour les autres éleveurs, 6 % se sont montrés hostiles et le reste indifférent.

(*) Ces données ne sont pas la conséquence d'une campagne d'information, mais résultent de contacts avec certains éleveurs et de la diffusion de ces méthodes.

Le développement de ce type de contrôle ne peut se réaliser qu'après une démonstration de ces techniques dans plusieurs élevages de base avec des données techniques suffisantes permettant d'analyser l'intérêt technique et économique (Mage, 1980).

DISCUSSION.

Nos travaux montrent que le contrôle biologique de *Lymnaea truncatula* peut se réaliser à l'aide des mollusques *Zonitidae* lors de la phase d'assèchement estival des habitats naturels. Ces travaux portent sur de nombreux essais expérimentaux réalisés dans le département de la Haute-Vienne ainsi que sur un début d'application pratique de ces techniques. Notre expérience de 9 années en la matière nous permet de conseiller aux éleveurs locaux l'emploi de l'une des techniques suivantes en fonction du type d'habitat en vue d'obtenir une élimination maximale des limnées :

- Les prairies marécageuses renferment souvent des colonies importantes de *Zonitoides nitidus* : la présence de ces prédateurs permet donc l'emploi de la 1ère technique de lutte.

- Les jonçaies de pente ou de plateau, les zones à empreintes de sabots de bovins doivent être traitées aussi par la 1ère technique, mais avec introduction régulière de *Zonitoides* + *Oxychilus*.

- L'emploi de la 2ème technique de lutte est à réserver aux berges de rivière. Il en est de même pour les cressonnières. L'introduction de prédateurs peut porter sur *Zonitoides* seul ou sur l'association *Zonitoides* + *Oxychilus*.

L'application de ces techniques de lutte montre l'existence de problèmes secondaires. Tant que ceux-ci n'auront pas été résolus, le contrôle biologique doit être considéré comme une technique complétant les autres méthodes de destruction des limnées (épandage de substances molluscicides,...).

Il importe de considérer l'avenir de la prophylaxie de la fasciolose en Haute-Vienne sur le plan d'une lutte intégrée (Mage, 1980) associant (1) l'élimination des parasites chez les bovins ou les ovins par l'administration d'antihelminthiques et (2) la destruction des limnées tronquées dans leurs habitats par voie chimique et/ou biologique. A ce sujet, aucune recherche n'a encore été réalisée sur les possibilités d'emploi dans les habitats à limnées d'un molluscicide avec deux épandages (printemps, fin de l'été : Chermette, 1980) séparés par l'introduction de prédateurs au début de l'assèchement estival des habitats. La poursuite de telles études sur le terrain et dans les conditions du laboratoire permettrait de mieux préciser le comportement des prédateurs pendant et après l'épandage d'un molluscicide.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

BORAY, J.-C., 1971. - Communication personnelle.

BUSSON, D., 1980. - *Données préliminaires sur l'écologie de Lymnaea glabra L. dans le département de la Haute-Vienne et sur son infestation par Fasciola hepatica L.* Mémoire D.E.A. Ecol.-Ethol., Tours, 60 p.

CHERMETTE, R., 1980. - La fasciolose et la dicrocoeliose. Les méthodes de lutte. *Elev. Bovin*, 99 (oct.) : 28-30.

DURET, F., 1969. - *Essai d'estimation des dégâts dus à la Grande Douve dans la zone d'élevage ovin plaçée sous l'influence de l' "Alliance Pastorale", Montmorillon (Vienne).* Mémoire E.S.I.P.T.A., Meudon, 16 p.

ENSERGUEIX, M., 1975. - *Contribution à l'étude de l'épidémiologie de la fasciolose à Fasciola hepatica des ovins en Haute-Vienne.* Mémoire T.S.A. Prod. Anim., Limoges-les Vaseix, 78 p.

GODAN, D., 1979. - *Schadschnecken und ihre Bekämpfung.* Ulmer Verlag, Stuttgart, 467 p.

HAIRSTON, N.G., WURZINGER, K.H., BURCH, J.B., 1975. - *Non-chemical methods of snail control.* World Health Organization, WHO/WBC/75.773, WHO/SCHISTO/75.40, 33 p.

JORDAN, P., CHRISTIE, K.H., UNRAJ, G.O., 1980. - Schistosomiasis transmission with particular reference to possible ecological and biological methods of control. *Acta Tropica*, 37 : 98-135.

KENDALL, S.B., 1949. - Snail hosts of Fasciola hepatica in Britain. *J. Helminthol.*, 24 : 63-74.

KENDALL, S.B., 1965. - Relationships between the species of Fasciola and their molluscan hosts. *Adv. Parasitol.*, 3 : 59-98.

LECLERCQ, M., 1978. - Contribution à l'étude des Sciomyzidae (Diptera) de France. *Bull. Soc. Entom. Mulhouse,* juin-sept : 25-27.

LECLERCQ, M., VALA, J.-C., 1980. - Etude des Sciomyzidae de France, Diptères destructeurs de mollusques. *Bull. Soc. Linn. Lyon,* 7 : 409-452.

LEIMBACHER, F., 1970. - Communication personnelle.

LINDSAY, W.M., 1979. - The effect of moisture and other factors on Fasciola hepatica (L.) and Lymnaea truncatula (Müller) and the predation of L. truncatula by Hydromya dorsalis (Fabr.) *Diss. Abstr. Int., C,* 39 : 416.

MAGE, C., 1980. - La prévision du risque d'infestation. La lutte intégrée de la fasciolose. *Elev. Bovin,* 9 (oct.) : 23-25.

MOENS, R., 1975. - *Bijdrage tot de oecologie van de Leverbotslak, Lymnaea truncatula Müller.* Thèse Doct. ès-Sci. Agronom., Gent Fac. Landbouwwetenschappen, 198 p.

MOENS, R., 1981 a. - Mécanisme de réinfestation par Lymnaea truncatula des terrains propices à la fasciolose. *Malacologia* (à paraître).

MOENS, R., 1981 b. - Au sujet de la lutte biologique contre Lymnaea truncatula Müller, hôte intermédiaire de Fasciola hepatica L. *Bull. Sci. Agronom. Gembloux,* (à paraître).

REAL, G., 1973. - Répartition en France de Potamopyrgus jenkinsi(E.A. Smith, 1889). *Haliotis* 3 : 199-204.

REIDENBACH, J.-L., 1980. - Communication personnelle.

RIEDEL, A., 1975. - Communication personnelle.

RONDELAUD, D., 1975 a. - La prédation de Lymnaea (Galba) truncatula Müller par Zonitoides nitidus Müller, moyen de lutte biologique. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 50 : 55-61.

RONDELAUD, D., 1975 b. - Contribution à l'étude expérimentale de la prédation de Lymnaea (Galba) truncatula Müller par Zonitoides nitidus Müller (Mollusques Gastéropodes Pulmonés). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 50 : 275-286.

RONDELAUD, D., 1976 a. - L'intérêt d'une association de Mollusques Zonitidae dans le contrôle biologique de Lymnaea (Galba) truncatula Müller sur terrains siliceux et calcaires. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 51 : 41-49.

RONDELAUD, D., 1976 b. - Analyse biocénotique et activité prédatrice des Carabiques dans les habitats de Lymnaea (Galba) truncatula Müller dans le nord-ouest du Limousin. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 385 : 57-66.

RONDELAUD, D., 1976 c. - Le contrôle biologique par prédation des populations de Lymnaea (Galba) truncatula Müller. Technique d'élevage de quelques Mollusques Zonitinae. *Haliotis*, 6 : 227-232.

RONDELAUD, D., 1977 a. - Données expérimentales sur les possibilités compétitives de Potamopyrgus jenkinsi Smith vis-à-vis de Lymnaea (Galba) truncatula Müller en Vienne et Haute-Vienne. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 52 : 131-139.

RONDELAUD, D., 1977 b. - Les aptitudes malacophages de quelques Mollusques Zonitidae et leur intérêt dans le contrôle biologique de Lymnaea (Galba) truncatula Müller. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 52 : 411-420.

RONDELAUD, D., 1977 c. - Résultats et problèmes posés par l'introduction de Mollusques Zonitidae dans quelques biotopes à limnées tronquées en Indre et Haute-Vienne. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 52 : 521-530.

RONDELAUD, D., 1978 a. - Le comportement des limnées tronquées (Lymnaea (Galba) truncatula Müller) saines ou infestées par Fasciola hepatica L. en présence de leurs prédateurs. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 53 : 63-74.

RONDELAUD, D., 1978 b. - Les effets à long terme d'un contrôle biologique par prédation. Etude expérimentale de la dynamique de plusieurs espèces de mollusques. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 53 : 215-222.

RONDELAUD, D., 1978 c. - Les effets d'un groupement de mollusques prédateurs : Physidae-Zonitidae dans le contrôle biologique de Lymnaea (Galba) truncatula Müller. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*53 : 511-517.

RONDELAUD, D., 1978 d. - Les cressonnières à l'origine de cas de distomatose humaine en Haute-Vienne. Etude des mollusques vecteurs et leur contrôle biologique. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 53 : 623-630.

RONDELAUD, D., 1979 a. - Le contrôle biologique de Lymnaea truncatula Müller par les Mollusques Zonitidae. Possibilités et limites. *Revue Méd. vét.*, 130 : 101-110.

RONDELAUD, D., 1979 b. - Les espèces animales prédatrices de Lymnaea truncatula Müller dans ses habitats immergés en Haute-Vienne. Etude expérimentale de leur prédation. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 115 : 99-105.

RONDELAUD, D., 1980 a. - Données complémentaires sur l'éco-éthologie d'Oxychilus draparnaudi Beck (Mollusque Pulmoné). Proposition d'une nouvelle technique d'élevage. *Haliotis*, 10 (1) : 45-48.

RONDELAUD, D., 1980 b. - Données épidémiologiques sur la distomatose humaine à Fasciola hepatica L. dans la région du Limousin, France. Les plantes consommées et les limnées vectrices. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 53 : 393-405

RONDELAUD, D., 1980 c. - Premières données sur l'écologie et l'éthologie de Zonitoides nitidus Müller et d'Oxychilus draparnaudi Beck (Mollusques Gastéropodes Pulmonés) dans leurs habitats naturels. *Bull. Ecol.*, 11 : 125-132.

RONDELAUD, D., 1980 d. - L'évolution de la faune malacologique dans les habitats de Lymnaea truncatula Müller après application d'un contrôle biologique par prédation. A propos de 4 années d'observations en Haute-Vienne, France. *Haliotis*, 10 (2) : 123.

RONDELAUD (D.), 1980 e. - Le contrôle biologique de Lymnaea truncatula Müller en Haute-Vienne, France. A propos de quelques facteurs modulant son application. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.* (à paraître).

RONDELAUD, D., 1981. - Le contrôle biologique de Lymnaea truncatula Müller. Etude expérimentale de la dynamique de 5 espèces de mollusques après arrêt du traitement. *Malacologia* (à paraître).

HALIOTIS, 11, 1981
p. 225 à 228

REPARTITION EN FRANCE DE L'ESPECE HELICELLA (JACOSTA) EXPLANATA (Müller, 1774)

(GASTEROPODE PULMONE TERRESTRE)

par Anne-Marie TESTUD

Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie
Muséum National d'Histoire Naturelle, 55 rue de Buffon - 75005 PARIS

ABSTRACT:

GEOGRAPHICAL DISPERSION IN FRANCE OF THE SPECIES HELICELLA (JACOSTA) EXPLANATA (Müller, 1774) (TERRESTRIAL PULMONATE GASTROPOD).

Some data on the geographical dispersion in France and on the biology of *Helicella (Jacosta) explanata* are studied in this note.

RESUME:

La répartition géographique en France d'*Helicella (Jacosta) explanata* ainsi que quelques points de sa biologie sont étudiés dans cette note.

I POSITION SYSTEMATIQUE DE L'ESPECE:

Classe: Gastropoda - Sous-classe: Euthyneura - Infra-classe: Pulmonata -

Ordre: Stylommatophora - Sous-ordre: Sigmurethra - Infra-ordre: Holopoda -

Super-famille: Helicacea - Famille: Helicidae - Sous-famille: Helicellinae -

Genre: *Helicella* (de Férussac) Risso, 1826 - Sous-genre: *Jacosta* Gray, 1821 -

II REFERENCES ICONOGRAPHIQUES, DIAGNOSES ET SYNONYMIE:

Helix explanata MULLER, 1774, II: 26 (Diagnose).

Helix explanata DUPUY, 1850: 259-262, pl. XII, fig. 5a, b, c (Description. Rapports et différences. Figures: coquille).

Helix explanata MOQUIN-TANDON, 1855, II: 229-232 et Atlas: pl. XVII, fig. 24-28 (Description. Figures: Mâchoire, appareil génital et coquille).

Helix albella DRAPARNAUD, 1801: 90 (Description).

Tropidocochlis explanata Müller, LOCARD, 1894: 236-237, fig. 313-314 (Description. Figures: coquille).

Helicella (Jacosta) explanata Müller, GERMAIN, 1929: 391-392 (Description).

Helicella (Jacosta) explarata Müller, GERMAIN, 1930: 310, fig. 234; pl. IX, fig. 255-256 (Description. Figures: appareil génital et coquille).

Helicella explanata Müller, BONAVITA, 1965: 36, fig. 19 (Description. Figure: appareil génital).

Jacosta explanata (Müll.), SACCHI, 1971: 290,292,343,344,346 et fig. 15 (répartition géographique et estivation).

III POLYCHROMISME ET POLYMORPHISME:

La coquille d'Helicella explanata est caractérisée par sa forme très aplatie sur le dessus et bombée en dessous. Elle est solide, opaque, blanc jaunâtre ou jaune très pâle, quand l'animal est vivant, sinon la coquille est blanche (sauf le dernier tour qui garde sa couleur brun foncé). Le nombre de tours est égal à 5 ou 6; le dernier est très important et présente une forte carène bien marquée. L'ombilic est très large. La coquille est garnie de stries de croissance obliques, serrées et un peu plus fortes sur le dessus. Hauteur: 5mm. Diamètre: 15mm. La coquille de cette espèce ne montre pas de polychromisme ou de polymorphisme très net. Cependant, il existe dans le Sud de l'Espagne, dans le Sud de l'Italie et en Afrique du Nord, une Helicella plus grande, qui présente une ornementation colorée formée de flammules brunes sur le dessus, qui est lui-même plus bombé que chez Helicella explanata qui vit le long des côtes méditerranéennes françaises. Une étude est en cours pour savoir si c'est une variété.

IV ECOLOGIE:

Cette espèce est xérophile. Elle vit toujours sur les dunes de sable en bord de mer. Quand il y a du vent, on la trouve à la base des plants d'Anthemis maritima (ou Camomille des sables) et de Matthiola sinuata (ou Giroflée dentée), fixée par son épiphragme. L'été elle forme des grappes. Elle est souvent associée à Helicella (Trochoidea) conica Draparnaud et à Cochlicella conoidea Draparnaud, qui sont aussi des espèces xérophiles.

V CYCLE BIOLOGIQUE:

Helicella (Jacosta) explanata est une espèce bisannuelle. Au Printemps, en Avril, dans un même biotope, une dune de sable en bord de mer, près d'Agde, on peut observer des jeunes, ayant 5 mm de diamètre maximum et des adultes, ayant 15 mm de diamètre maximum.

L'appareil génital est caractérisé par deux sacs du dard, dépourvus de dard, quatre glandes multifides de part et d'autre du vagin et un pénis épais avec un long flagellum.

VI PARASITISME:

Cette espèce ne semble pas avoir été signalée comme hôte intermédiaire du Trématode parasite Dicrocoelium lanceolatum, agent d'une dicrocoeliose des voies biliaires des Ovins.

Il est connu que de nombreuses Helicellinae conviennent bien pour la transmission du parasite et il est très vraisemblable que Helicella explanata soit un hôte intermédiaire.

VII REPARTITION GEOGRAPHIQUE:

Helicella (Jacosta) explanata est une espèce assez rare. Elle vit le long du littoral méditerranéen, mais dans un secteur bien délimité. Sa carte de répartition en France a été établie d'après les collections du Muséum: collections GERMAIN, LOCARD et STAADT, ainsi que d'après les données fournies par la littérature et les récoltes d'H.CHEVALLIER, G.REAL et A.-M. TESTUD.

On peut la trouver dans l'Hérault: Agde, Vias, Sète, Montpellier, Palavas, Carnon, la Grande-Motte. Elle est rare dans les Pyrénées-Orientales: Céret, Torreilles, Salses; ainsi que dans les Bouches-du-Rhône: Arles, Cassis, la Ciotat. Elle a été indiquée dans le Var: Toulon, Fréjus, Saint-Raphaël. Elle a été signalée à l'état sub-fossile dans les Alpes-Maritimes: entre Cannes et Antibes.

Cette espèce, vivant dans un biotope bien particulier (les dunes de sable littorales) et peu étendu, devrait être du nombre des espèces protégées (voir note G.REAL et A.-M. TESTUD, Haliotis, vol. 10 (1), 1980: 75-86, 10 figs et 9 cartes). Pour cela le seul moyen efficace serait de protéger le milieu.





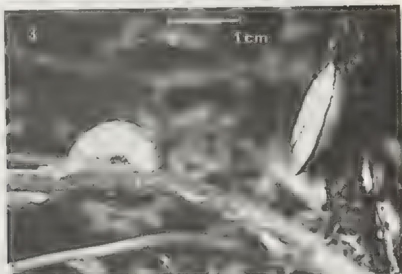


Fig. 1 - Helicella (Jacosta) explanata (Müller,1774). Vue de dessus, montrant le sommet foncé.
Fig. 2 - Vue de dessous, montrant le large ombilic.
Fig. 3 - Vue de profil, montrant la large carène du dernier tour.

Photographies: Guy REAL, C.N.R.S., Institut Universitaire Biologie Marine Bordeaux.
2,rue du Professeur Jolyet - 33120 ARCACHON

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES:

BONAVITA, A., 1965 - Révision et étude écologique des Helicellinés (Gastéropodes Pulmonés) de Provence. Univ. Aix-Marseille. Fac. Sc. Marseille: 113 p., 43 fig.

COUTAGNE, G., 1891 - Sur la faune malacologique terrestre des îles de la rade de Marseille. Ass. fr. Av. Sc., Congrès de Marseille: 9 p.

DRAPARNAUD, J.P.R., 1801 - Tableau des Mollusques terrestres et fluviatiles de la France, Montpellier, an IX: 116 p.

DUBREUIL, E., 1863 - Catalogue des Mollusques terrestres et fluviatiles de l'Hérault: 15 p.

DUPUY, D., 1850 - Histoire naturelle des Mollusques terrestres et d'eau douce qui vivent en France, fasc. IV: 331-458, pl. XV-XXI.

GERMAIN, L., 1929 - Les Helicidés de la faune française. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon, 13: 484 p., 16 pl.

GERMAIN, L., 1930 - Faune de France. 21. Mollusques terrestres et fluviatiles, Paris: 477 p., 13 pl., 470 fig.

HESSE, P., 1926 - Beiträge zur genaueren Kenntnis der Subfamilie Helicellinae. Archiv. für Molluskenkunde: 113-141.

LOCARD, A., 1894 - Les Coquilles terrestres de France. Description des familles, genres et espèces. Lyon et Paris: 370 p., 315 fig.

MASSOT, P., 1872 - Enumération des Mollusques terrestres et fluviatiles vivants du département des Pyrénées-Orientales. Bull. Soc. Agr. Sc. et Litt. des Pyrénées-Orientales: 116 p., 1 pl.

MOITESSIER, P.A., 1868 - Histoire malacologique du département de l'Hérault. Rev. et Mag. Zool., 2ème sér., XIX: 216 p., 24 pl.

MOQUIN-TANDON, A., 1855 - Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France, II: 646 p. et Atlas: 54 pl., 92 p.

MULLER, O.F., 1774 - Vermium terrestrium et fluviatilium, seu animalium infusoriorum, helminthicorum, et testaceorum. Testacea: 214 p.

SACCHI, C.F., 1971 - Ecologie comparée des Gastéropodes Pulmonés des dunes Méditerranéennes et Atlantiques. Natura. Soc. It. Sc. Nat. e Acquario Civ., Milano, 62 (3): 277-358, 16 fig.

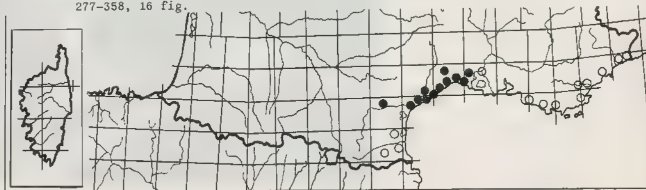


Fig. 4 - Carte de répartition en France d'*Helicella (Jacosta) explanata* (Müller, 1774)
○ avant 1950.
● après 1950.

HALIOTIS, 11, 1981
p. 229 à 240

SEQUENCES DE LA BIOMINERALISATION ET DU TANNAGE DANS LA RADULA DE *Patina pellucida* (LINNE), PROSOBRANCHE PATELLIDAE

par

Jean VOVELLE et Michèle GRASSET

Université P. & M. Curie - Laboratoire d'Histologie et Cytologie des Invertébrés marins - 12, rue Cuvier - 75005 PARIS - France.

ABSTRACT

SEQUENCES OF BIOMINERALIZATION AND SCLEROTIZATION IN THE RADULA OF *Patina pellucida* (LINNE), PROSOBRANCHIA PATELLIDAE.

The radula of *Patina* was studied with help of histochemistry, histoenzymology, microanalysis and ultrastructural cytology. Compared with Runham's data on *Patella*, it appears more complex in regard to component parts of principal teeth (cusp, double junctional area, base) constituted from the chitinous matrix. Likewise, it presents a polyphenoloxydase, implicated in a quinone tanning whose components occur at the same level as metallic impregnation. Ferritin granules occur in a superior epithelium segment where metal mobilization is correlated with acid phosphatase presence. Iron deposits take two appearances on the organic frame : associated wich P and Ca in the junctional area, masked in the extreme point, under form of crystals entangled with concreted silica, which deposits from the second half of the superior epithelium of the radula into cusps and bases of the teeth.

Keywords : biomineralization, sclerotization, ultrastructures, radula, *Patina pellucida*.

Mots-clés : biominéralisation, sclérotisation, ultrastructures, radula, *Patina pellucida*.

INTRODUCTION

La radula des Patellidae a inspiré de remarquables travaux concernant la nature de ses pièces squelettiques. Sollas propose dès 1907 un bilan presque complet des composantes de la dent radulaire, notamment la silice, qu'elle démontre, par microdétermination de densité spécifique, présente sous forme d'opale et associée à Ca, Fe et P. Cette étude biochimique qui compare *Patella* et *Acmea* à d'autres Gastéropodes, sait rendre aux auteurs anciens ce qui leur revient : Leuckart (1851) pour la reconnaissance de la composante organique "chitineuse" et Trotschel (1856) pour Fe, Ca et P. Les plus récents travaux, quasi définitifs, sur la Patelle, sont dûs à Runham (1961*b*, *et al.* 1969) et concernent surtout l'histochimie du ruban radulaire, l'apparition successive des divers produits de sécrétion lors de sa croissance et la répartition complémentaire dans les dents des principaux éléments minéraux, Fe et Si (reconnue par microanalyse). Entre ces références "princeps", on ne saurait omettre Gabe et Prenant (1957) qui, par l'histochimie, démontrent la présence de concrétions ferriques dans l'épithélium supérieur de la gaine radulaire (chez *Patella, Acmea, Helcion*), non plus que Jones, McCance et Shackleton (1935) qui par la biochimie soulignent la prédominance dans les dents de *Patella* de Si et Fe (ce dernier à l'état ferrique), ou l'analyse par diffraction aux rayons X de Lowenstam (1962) identifiant chez quatre Patellidae la composante ferrique des dents comme de la goethite. Les dernières références s'entendent par comparaison avec la biominéralisation

décrite au même moment chez les Chitonidae (Carefoot 1965, Towe et Lowenstam 1967), qui concerne uniquement le fer, sous forme de magnétite dans la trame "protéique" de la dent tandis qu'il apparaît au microscope électronique sous forme d'inclusions cristallines de ferritine dans l'épithélium de la gaine radulaire. L'absence de données ultrastructurales sur l'imprégnation minérale chez les Patellidae a inspiré en partie la présente étude, mais aussi deux problèmes complémentaires qu'on souhaitait aborder à l'échelle du microscope photonique et électronique : celui d'une chitine redéfinie et reconnue selon de nouveaux critères dans la "cuticule basale" des radulas par Jeuniaux (1963) et celui d'une fraction protéique "sclérotisée" associée à la fibre chitineuse, dont Runham n'a pas détecté la composante enzymatique chez la Patelle, alors même que Ducros (1967) la mettait en vedette dans la radula d'autres Gastéropodes (*Helix* et *Pomatias*). Les séquences d'une maturation associant successivement chitine, sclérotine et composante minérale, ont été recherchées chez le Gastéropode Patellidae de petite taille *Patina pellucida*, dans la mesure où la radula est d'un format propice à l'étude ultrastructurale et où la taille de ses dents à maturité pouvait laisser espérer, malgré leur dureté, un examen microscopique impensable chez *Patella* : bien des problèmes envisagés sont restés ouverts, mais le bilan présenté offre déjà une nouvelle lecture du processus examiné, originale par rapport à ce dernier genre.

MATERIEL ET METHODES

- Récolte. Les animaux proviennent de la Station Biologique de Roscoff (Nord Finistère). On a retenus, fixés sur les stipes de Laminaires, des échantillons de 5 à 14 mm (longueur de la coquille).

- Etude morphologique. Au microscope électronique à balayage sur l'appareil Jeol JMS 35 du Laboratoire d'Anatomie comparée de l'Université de Paris VII. Radulas fixées à l'alcool, desséchées sans passage au point critique, métallisées à l'or-palladium.

- Microscopie optique.

. Une partie des animaux a été fixée au Bouin et au Formol salé, incluse à la paraffine et les pièces coupées à 7 µm pour l'anatomie microscopique et l'histochimie. La plupart des examens histochimiques ont été répétés, à l'instar de Runham et Ducros, sur radulas *in toto* après fixation 15 mm au formol salé ou à l'alcool 80°.

. Techniques topographiques - sur coupes à la paraffine, coloration à l'Azan, sur coupes semi-fines non désaralditées, coloration au Bleu de Toluidine.

. Techniques histochimiques et histoenzymologiques (selon les protocoles classiques. Cf. Gabe, Ganter et Jollès).

Trame polysaccharidique.

Polysaccharides : Méthode à l'Acide Periodique Schiff, hématoxyline, picroindigocarmin.
Signalétique de la chitine : Méthode au Rouge Congo differencié au carbonate de lithium.
Sur pièces *in toto* cette coloration peut être suivie par les réactions au Bleu de Prusse, au Catéchol ou à la DOPA, au Vert Malachite. Elle a été valorisée par un contrôle par digestion préalable inspiré de Jeuniaux (1963) *et al.:* traitement à la chitinase (Sigma, extraite de *Saccharomyces griseus*), à 300 unités néphélométriques/ml, pendant 6 h. à 37° à pH 5,2.

Eléments du tannage quinonique.

Composés phénoliques ou réducteurs : Réaction argentaffine (sur coupe et *in toto*). Réaction chromaffine (*in toto*, fixation au Regaud, postchromisation 24 h. par le bichromate à saturation). Réaction au Vert Malachite signalétique des protéines aromatiques.
Polyphénoloxydases : incubation au Catéchol (1 h.30) ou à la DOPA (3 h.) *in toto* après fixation au formol salé. Contrôle par inhibition simultanée au Diethyldithiocarbamate à 0,1 %.
Peroxydases : Méthode à la benzidine de Wachstein et Meisel.

Elément minéraux.

Fer ferrique : Méthode de Perls au ferrocyanure. Fer ferreux : Méthode au Bleu de Turnbull.
Fer total : Méthode de Quincke au Sulfure d'ammonium. Méthode de Tirmann et Schmelzer au Sulfure d'ammonium-ferricyanure.
Histoenzymologie des Phosphatases acides (*in toto* après fixation au formol salé): Méthode de Barka.

- Microscopie électronique. Fixation à la glutaraldéhyde à 2 % tamponnée à pH 7,2, 1 h.30 à 4°C. Postfixation (omise pour la microsonde) au tétroxyde d'osmium à 2 % dans un tampon pH 7,2, 2 h. à 4°C. Inclusion à l'épon-araldite. Coupes au rasoir diamant sur microtome Reichert OMU 2, contrastées ou non par la double coloration acétate d'uranyle-citrate de plomb selon Reynolds. Observations sur microscope électronique Philips EM 301 sous 60 KV. Cytochimie des polysaccharides par la technique au P.A.T. Ag de Thiéry et Rambourg.

- Microanalyse. Réalisée au Laboratoire de Microanalyse, Faculté de Médecine de Créteil, Université de Paris XII, avec la collaboration et sous la tutelle obligeante du Professeur Martoja pour la première technique, et de Mme Ballan-Dufrançais pour la deuxième.

. à l'échelle photonique. Coupes à 7 µm de pièces fixées au formol salé ou à l'alcool-formol, étalées sur terphane carboné, déparaffinées et séchées. Examen sur appareil Cameca MS 46 équipé de spectrographes dispersifs en longueur d'onde à Cristaux KAP et PET ; tension d'accélération 15 KV, courant d'échantillon 40 nA, diamètre de sonde 1 µm environ.

. à l'échelle électronique. Coupes à 90 nm de pièces fixées à la glutaraldéhyde prélevées sur grilles carbonées d'Al ou Cu et postcarbonées. Examen sur appareil Camebax NS 750 fonctionnant sur le principe de la sonde de Castaing. Les raies du Si et du Fe ont été analysées respectivement par spectrographe dispersif en longueur d'onde à cristal TAP et LIF, tension d'accélération 45 KV, courant d'échantillon 150 nA. Un dispositif d'observation en microscopie électronique à transmission permet d'analyser une surface délimitée sur la coupe, le diamètre de sonde étant de 200 nm environ. Mesures exprimées en coups/10 secondes.

RESULTATS

Données anatomiques et histologiques.

Comme il a été déjà signalé par les auteurs (Fretter et Graham 1966), nous n'avons pas noté de différences entre les animaux de diverses tailles examinés, dont le ruban radulaire a pour une longueur de coquille de 5 à 14 mm, une longueur de 3 à 6 mm, et un nombre de rangées de dents très stable (de 60 à 65). Le parcours du ruban sur la face interne du muscle pédieux est moins sinueux et plus antérieur chez *Patina* que chez *Patella* ; infléchi vers la droite, il comporte un virage "en épingle à cheveux", point de repère dont la courbure se situe régulièrement à la 16e rangée et dont l'épithélium supérieur est chargé de grains jaunâtres sur 12 rangées (20e à 22e rang). La partie terminale renflée du sac radulaire est reportée vers l'avant et si les 12 premières rangées de dents sont enveloppées par le sinus sous radulaire, les 12 dernières, qui s'étalent sur l'odontophore, voient leur ruban radulaire marginalement renforcé par une membrane sous radulaire localisée (Pl. I, *m*). La formule dentaire 3+D+2+R+2+D+3 comporte une dent médiane régressée à une base bien observable en histochimie et en microscopie électronique, des dents latérales à pointe striée pigmentée de noir à partir du 19e rang (les plus externes tricuspides) et des dents marginales de formation tardive (après le 12e rang) et de minéralisation limitée (Pl. I, *a* et *b*).

Les examens d'anatomie microscopique et d'histologie nous assurent que la matière du ruban radulaire élaborée par les odontoblastes au fond du sac radulaire est initialement homogène et qu'elle se différencie après ce moulage initial, délimité par les rangées de cellules de l'épithélium supérieur qui progressent avec le ruban, en éléments chimiquement distincts selon une série séquencée d'épisodes sécrétoires. La dent fonctionnelle comporte une pointe pigmentée de brun noir à son extrémité supérieure, transparente dans sa région évasée. Elle est ajustée par une zone jonctionnelle (Runham) à sa base ("basal plate" de Sollas), individualisée dans la membrane radulaire et articulée avec les formations correspondantes des dents antérieure et postérieure (hauteur moyenne de l'ensemble 80 µ, longueur de la base 65 µ). L'enracinement des dents par ces formations basales est original aux Patellidae et explique en partie la difficulté de comparaison que nous rencontrerons avec les radulas d'autres gastéropodes. Une radula

observée sans autre traitement permet de situer au 10e rang le début du jaunissement des zones jonctionnelles et au 16e celui des pointes, qui noircissent à leur extrémité à partir du 20e.

Données histochimiques.

Les renseignements obtenus par les diverses réactions pratiquées *in toto* et sur coupe ont été résumés aux résultats les plus nouveaux et les plus significatifs. Leur évolution rangée par rangée a été rassemblée dans un tableau comparatif (Tableau 1).

TABLEAU 1

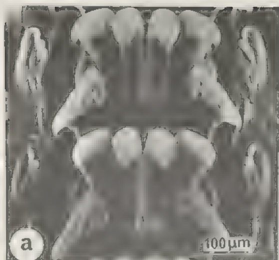
rangs	0 — 10 — virage ▽ — 20 — 30 — 40
Rouge Congo	⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕+++++++++ ' ' ⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕+++++ ' ' ' ' ' '
A . P . S .	⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕++ ⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕+++++ ' ' ' '
Fer ferrique	^ ^ ^ ^ ^ ^ ^ ^ ^ ^ ^ ^ +⊕⊕+ +⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕+++++
Fer total	^ ^ ^ ^ ^ ^ ^ ^ ^ ^ ⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕ '
Argentaffine	^ ^ ^ ^ ^ ^ ^ ^ ^ ^ ' ' '++++++++++++++++++++ , , ++++⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕++++,
Chromaffine	^ ^ ^ ^ ^ ^ ^ ^ ^ ^ ' ' ' ' ' '++++++++++++++++ ' ' ' ' ' ' +⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕++ ' ' ' '
Vert Malachite	++⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕++ ' ' ' ' ' '
D . O . P . A	++++⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕++++++ ' '
Catéchol	^ ^ ^ ^ ^ ^ ^ ^ ^ ^ ' ++++⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕⊕++++++ ' ' '

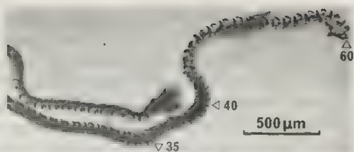
^ épithélium supérieur
⊕ pointe / zone jonctionnelle / base

⊕ très intense
\+ intense
, léger

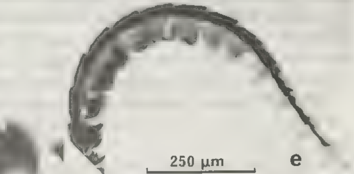
La matière organique matricielle est démontrée par les deux techniques de l'A.P.S. et au Rouge Congo, qui, sur les 10 premières rangées de dents, caractérisent de façon homogène l'ensemble moulé dent-membrane radulaire. Plus loin, le début de l'imprégnation et de la sclérotisation dissocie à des niveaux différents les réponses des deux réactifs et des parties supérieure et basale. Lorsque l'ensemble dentaire perd toute réactivité, la membrane radulaire entre les bases offre encore une réponse positive. Les deux techniques caractérisent la

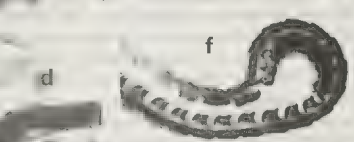
Planche I. *a* & *b*: Morphologie au microscope à balayage (*b*: détail, profil dent D); *c*: coloration *in toto* au Rouge Congo; *d*: Idem après chitinase, détail; *e*: Incubation au catéchol; *f* & *g*: *in toto* Rouge Congo - Bleu de Prusse (*g*: détail); *h*: Réaction chromaffine; *i*: Réaction argentaffine; *j*: Sur coupe paraffine après fixation alcool-formol. Rouge Congo - Bleu de Prusse Hématoxyline; *k*: Sur coupe paraffine, réaction argentaffine; *l*: Sur coupe semi-fine, image en balayage de Si (microsonde Camebax NS 750); *m*: Coupe semi-fine, Bleu de Toluidine (ruban radulaire sur l'odontophore).
(Abréviations : b: base; es: épithélium supérieur; gf: granule à ferritine; msr: membrane sous radulaire; mr: membrane radulaire; pj: extrême pointe ("jaune"); zj: zone jonctionnelle.)

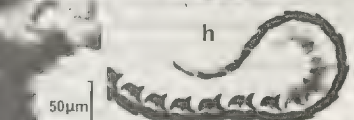

a
100µm

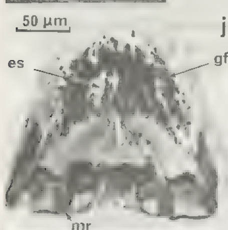

60
40
35
500µm


b
50µm
50 µm
pj
b
d


250 µm
e

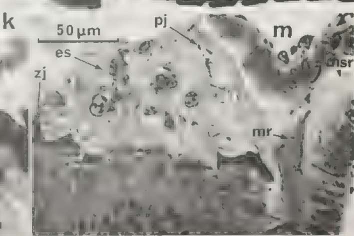

f


h


50 µm
j
es
gf
mr
g
50µm


i


50µm
l


pj
k
zj
50 µm
50 µm
pj
m
es
zj
msr
mr

chitine. Pour l'interprétation de l'A.P.S. sur ce matériel, on renverra aux analyses critiques de Runham (1961*a*, 1963), pour la justification du recours au Rouge Congo à des travaux antérieurs (Vovelle, 1967) et aux remarques de Putschler *et al.* (1964). Nous avons voulu donner à cette coloration signalétique criticable une validité à postériori en la contrôlant par digestion préalable à la chitinase sur pièce *in toto* dans des conditions inspirées de Jeuniaux. Toute réactivité au Rouge Congo disparaît alors, avec le ruban lui-même, les bases restant intactes à partir du 12e rang, et les pointes du 20e. Plus loin l'ensemble dentaire reste inaltéré, mais les bases sont dissociées entre elles, par digestion de la membrane radulaire (Pl. I, *d*). Les réactions sur coupes par les deux techniques mentionnées confirment les images *in toto*, les plages de cette trame chitineuse initiale apparaissent par ailleurs bleues à la technique topographique à l'Azan. Nous ne nous sommes pas attachés comme Ducros et Runham à démontrer la composante protéique précoce associée à la fibre chitineuse, toutefois une indication de la présence de tryptophane (méthode de Glenner) apparaît à coup sûr du 8e au 10e rang.

La sclérotisation de l'ensemble dentaire est démontrée dans sa composante non enzymatique par les réactions chromaffine, argentaffine (qui caractérisent les substances réductrices), et la coloration au Vert Malachite (signalétique des protéines aromatiques), les diazotations sur pièce se révélant négatives, comme cela a été signalé chez d'autres espèces. Les trois bilans sont comparables (la réaction chromaffine, très intense, fournissant la réponse la plus étendue), et on peut assurer la présence de substances tannables dans les bases des dents de la 10e à la 30e rangée (Pl. I, *h*, *i*). Les résultats obtenus sur les pointes, les zones jonctionnelles et les grains de l'épithélium supérieur par les techniques argentaffine et chromaffine doivent être mises au compte de la présence du fer et de réactions de substitution éventuelles : le Vert Malachite permet de faire la différence et de retenir la seule implication des parties basales. Sur coupes, les réponses au Vert Malachite et à la réaction argentaffine (Pl. I, *h*). concernent la partie superficielle de la base, surtout au contact de la zone jonctionnelle inférieure. En contradiction avec les observations de Ducros et de Runham, une composante enzymatique polyphénoloxydasique complète le tannage. Révélée par incubation au catéchol ou à la DOPA, elle recoupe la zone de la composante aromatique et présente une intensité particulière entre les 18e et 26e rangs (Pl. I, *e*). Là encore, il faut écarter de l'interprétation enzymatique le produit de brunissement des grains de l'épithélium supérieur ou de la zone jonctionnelle *ss* avec le catéchol, qui traduit sa condensation avec le fer : la contre-épreuve par inhibition simultanée de l'oxydase au diéthyldithiocarbamate efface exclusivement la réponse de la base dentaire. Alternative à la polyphénoloxydase, Ducros avait mis en évidence une peroxydase chez *Helix* et *Pomatias* ; sa recherche chez *Patina* n'est pas probante malgré une réponse sur la partie inférieure du ruban (du 16e au 35e rang).

La minéralisation concerne d'abord le fer. Le fer ferrique apparaît avec intensité dans les grains de l'épithélium supérieur au niveau des rangs 9 à 20 qui correspondent au virage du ruban. Les bases et les pièces jonctionnelles réagissent presque aussitôt, intensément jusqu'au 25e rang, puis de façon plus limitée. Sur coupe il apparaît que le fer présent d'abord dans toute la base se localise de plus en plus, par déplacement et condensation, dans la zone jonctionnelle (Pl. I, *f*, *g*, *j*). Les pointes présentent une coloration bleue localisée, sur quatre rangs autour du virage. Gabe assure que le fer ferreux est exceptionnel chez les animaux, pourtant il l'a décrit avec Prenant dans la radula des Chitons, et nous en reconnais-

sons la présence chez *Patina* au niveau de mêmes cellules épithéliales. Il ne suffit pas toutefois pour rendre compte de la réaction intense du fer total au sulfure d'ammonium, qui noircit intensément les pointes des dents du 18e au 35e rang. Il s'agit là de fer démasqué par le réactif, plutôt que du fer ferreux, et si on le caractérise par le ferricyanure il manifeste son passage en solution par une bande intense de bleu de Turnbull sur le même segment du ruban radulaire. On peut donc admettre que les pointes des dents comportent une composante ferrique importante et presque immédiatement masquée après son dépôt, alors que le fer qui se condense dans la zone jonctionnelle reste détectable par la méthode au Bleu de Prusse.

Inspirée des travaux récents sur la ferritine des améloblastes des dents de rongeurs (Takano *et al.* 1981), la recherche de la phosphatase acide par une méthode à diazocouplage terminal évitant les métaux lourds révèle l'enzyme en abondance au niveau initial du sinus radulaire, puis dans l'épithélium supérieur à partir du virage et jusqu'au 40e rang.

Données de la microanalyse.

Une première série de mesures à la sonde Cameca MS 46 a concerné des coupes à la paraffine d'un segment de radula (14e au 20e rang) encore accessible à la microtomie (plus loin le rasoir n'entame plus les dents). Les résultats rassemblées dans le tableau 2 ne dénotent pas de différence caractéristique entre les deux types de fixation et excluent encore le dépôt de silice à ce niveau de minéralisation. Sont notables les réponses du fer aux trois niveaux des grains de l'épithélium supérieur, de l'extrême pointe ("jaune") de la dent, et d'un niveau moyen, comportant la zone jonctionnelle mais mal localisable par ce procédé. Le fer "masqué" de l'extrême pointe est présent dans une concentration spectaculaire (jusqu'à 4200 chocs/s contre 6000 pour le métal pur). Le fer des grains de l'épithélium supérieur est significativement associé au phosphore dans des proportions qui sont proches de celles de la ferritine pure. Des proportions assez comparables se rencontrent pour le fer ferrique de la zone jonctionnelle, d'ailleurs moins concentré que le fer de la pointe.

TABLEAU 2

(1: fixation Formol, 2: Alcool-Formol). Niveau: 14e au 20e rang.

(chocs/s.)	Mg		Al		Si		P		S		K		Ca		Fe		Fe/P
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	
épithélium sup. à Fe	60	30	0	0	20	20	400	400	15	20-35		10	150	80	1000	1000-1500	3
pointe "jaune"	20		0		15	0	110	50	10	20			95	30	5000	3800-4200	
zone jonct. + pointe						10		180						30		450	
racine + zone jonct.						0		470		10				80		280-900	
tissu externe					0		10				5		15		0		
Fer pur															6000		
Ferritine pure (selon Martoja)							250-340		50						875-1100		3,2

La deuxième série de mesures, à la sonde Camebax NS 750, a concerné un segment plus terminal du ruban (36e et 51e rang). Elle se justifiait d'abord par la possibilité d'obtenir des coupes de dents très dures, après inclusion, au rasoir diamant. Elle fait apparaître la silice en grande abondance, les deux niveaux considérés étant assez comparables. La silice est présente dans la racine, et encore plus dans la pointe, et absente dans l'étroite bande de la zone jonctionnelle inférieure, où le fer manque lui aussi. A peu près absent dans la racine à maturité (en traces à sa périphérie), de même que dans la partie inférieure de la pointe, il est en quantité notable dans une autre localisation rigoureuse : la zone jonctionnelle supérieure, où sa présence est corrélative de celle du phosphore et du calcium. Les mesures Fe-Si de l'extrême pointe sont très hétérogènes dans leur rapport, traduisant d'un point à l'autre des différences dont la microscopie électronique donnera l'explication. La précision topographique des mesures permet, complétée par des images en balayage, d'assurer les caractéristiques de la double zone jonctionnelle, supérieure riche en Fe, P, Ca, et inférieure peu minéralisée (inverse de la situation décrite chez *Patella* par Runham). De même on identifie dans l'épithélium supérieur des grains riches en silice et, au 36e rang, riches en fer (Tableau 3).

TABLEAU 3

	36e rang		Camebax NS 750	51e rang			
(chocs/10s.)	Si	Fe		Si	Fe	P	Ca
cytoplasme				140	0		
grain à Fe	190	300					
" à Si	1500	0		1800	0		
pointe jaune	20770 (18900 -23900)	2860 (1000 -6300)		14800 (9400 -17700)	5590 (1500 -11700	0	110
extr.pointe				20140	490	20	
pointe	17620 (16600 -18900)	10		16870	0	0	
centre pointe	36660	10					
z.jonct.sup.	4970	1110		6680	1500	750	250
z.jonct.inf.	200	10		580	100	0	
racine	7220 (6000 -8800)	0		8430	0 - 8	130	40
ruban	180	0		260	0		

Données ultrastructurales.

Le matériel constitutif d'abord homogène du ruban radulaire est extracellulaire. Il apparaît avec une structure fibreuse au fond du sac radulaire où les odontoblastes l'élaborent. Remarquables par leur densité, leur dispositif centriolaire et leurs mitoses, ces derniers sont dépourvus de glycogène en rosettes, alors qu'on en trouve chez *Diodora*, notamment par la technique au PATAg (Cette disparité de la richesse en polysaccharides entre les deux espèces avait déjà été soulignée par Gabe et Prenant, et on sait l'abondance du glycogène dans les cellules hypodermiques d'Insectes en phase de sécrétion cuticulaire). La membrane radulaire et les futures dents sont moulées par les cellules qui les accompagnent dans leur déplacement vers l'odontophore, et dont celles de l'épithélium supérieur acquièrent un rôle sécrétoire presque exclusif. Alors que les divers territoires de la dent ne se devinent que par une densité plus ou moins grande des fibrilles (Pl. II, *e*), la pointe en croissance est délimitée par une bordure de hautes microvillosités renforcées par un hémidesmosome (Pl. II, *g* & *h*). Les fibrilles apparaissent perpendiculairement à leur contact, rappelant là encore les images

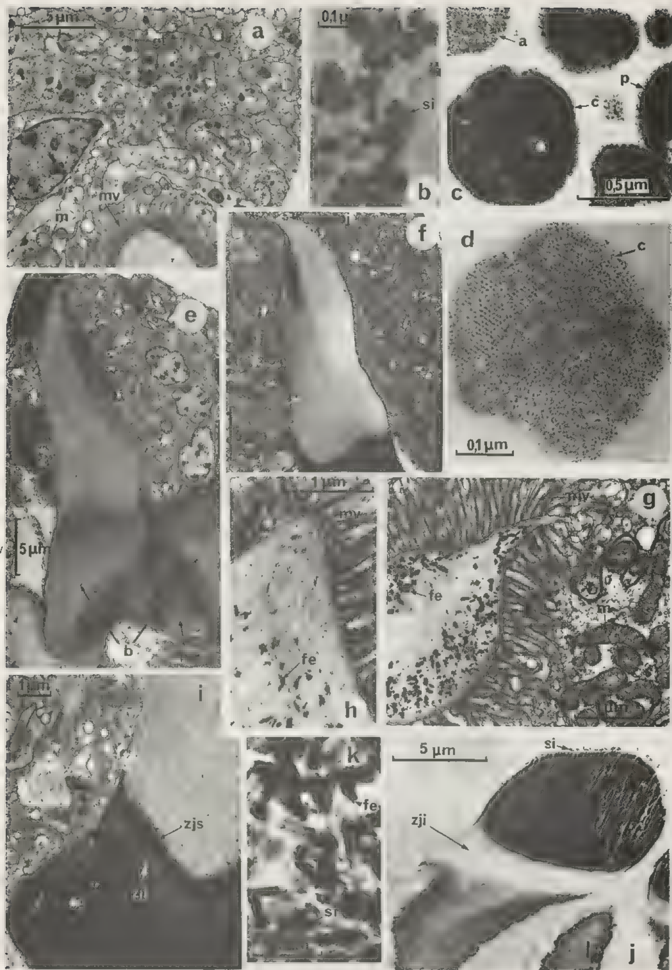
de chitinogenèse des Arthropodes, et leur diamètre (7 nm entre deux structures parallèles) est du même ordre de grandeur que celui qu'on connaît pour les Insectes, les soies de Polychètes, ou d'autres formations chitineuses de Mollusques. Le diagnostic de la chitine se trouve confirmé par cet ensemble de données comparatives.

Après le 10e rang, les mêmes cellules qui conservent leurs microvillosités apicales, soulignées par une zone riche en mitochondries, présentent plus près du noyau des inclusions polymorphes contrastées (Pl. II, *a*). Ces granules souvent subsphériques, de 0,4 à 0,8 µ mais dont les plus petits (0,2 µ) apparaissent au voisinage de zones golgiennes, sont délimités par une membrane. On y reconnaît les trois types identifiées chez le Chiton par Towe et Lowenstam : amorphes, paracristallins, cristallins à contours plus anguleux (Pl. II, *c* & *d*). Les deux derniers présentent des éléments unitaires dont l'espacement (7,5 nm) est conforme aux descriptions concernant le Chiton, mais aussi les plaquettes vitellines de la Planorbe (Favard et Carasso, 1959) et les autres accumulations classiques de ferritine : leur organisation linéaire ou cristalline peut intéresser l'ensemble ou une plage seulement du granule, leur contraste aux électrons après simple fixation aldéhydique confirme la composante métallique. Si l'on devine parfois des particules élémentaires de ferritine libre au voisinage des granules, on ne repère aucun jalon du passage du métal vers les dents en minéralisation, dont ils sont séparés par les strates mitochondriale et microvilleuse. On n'a pas non plus observé d'images de perte de contenu comme on en connaît dans les ameloblastes à ferritine du rat (Takano *et al.*, 1981); toutefois, la réaction positive de la phosphatase acide dans le segment le plus dense en granules peut laisser supposer qu'elle est fixée sur les mêmes structures et participe à sa dégradation pour libérer le fer sous forme ionique, évoquant leur origine ou leur nature lysosomiale. Vers le 50e rang, lorsque la membrane radulaire s'étale sur l'odontophore, l'épithélium supérieur n'a plus de contact avec les dents : dégénératif, ses cellules perdent leur cohésion et se chargent de vésicules multiples d'autophagie (Pl. I, *m*). Depuis au moins le 35e rang, les mêmes cellules se sont chargées d'autres inclusions arrondies (diamètre 0,1 µm), en amas, où la microsonde identifie la silice, et dont le contenu opaque aux électrons est spumeux et inorganisé (Pl. II, *b*). Ces vésicules de sécrétion à silice sont exceptionnelles en cytologie comparée, différentes des seules images d'inclusions intracytoplasmiques que sont les spicules des éponges siliceuses.

La fixation du biominéral sur la trame organique a été observée seulement pour le fer et dès le 15e rang. Elle prend deux aspects selon qu'il s'agit de la région basale et jonctionnelle, ou de l'extrême pointe de la dent. La base se charge la première de plaquettes contrastées fugaces qui se condensent en une bande très opaque au niveau de la zone jonctionnelle supérieure. Séparée par une bande claire, la base garde un contraste important qu'on reconnaît largement dû à l'osmiophilie d'un composant réducteur du tannage (Pl. II, *f* & *i*).

Planche II. Microscopie électronique. *a*: Cellules à granules de ferritine (14e rang); *b*: vésicules à silice (fixation glutaraldéhyde seule); *c* & *d*: Granules à ferritine (*d*: après glutaraldéhyde seule); *e*: Dent D, matrice chitineuse; *f*: Dent D, début d'imprégnation ferrique de la pointe; *g* & *h*: Cristaux ferriques sur la trame chitineuse; *i*: Zone jonctionnelle; *j*: Dent à maturité, contraste des biominéraux après glutaraldéhyde seule; *k*: Extrême pointe, cristaux de fer et silice après glutaraldéhyde seule.

(Abréviations, les mêmes que Planche I et: a: Granule amorphe; c: Granule cristallin; fe: Dépôt ferrique (goethite?); m: Mitochondrie; mv: Microvillosités; p: Granule paracristallin; si: Silice; zji: Zone jonctionnelle inférieure; zjs: Zone jonctionnelle supérieure).



5 µm
a
mv
m
0,1µ
si
b
a
p
c
c
0,5 µm
f
d
c
0,1 µm
e
5µm
b
1 µm
mv
fe
h
mv
g
fe
m
1µm
i
zjs
zji
k
fe
si
5 µm
si
zji
l
j

Plus loin, sur les fibrilles organiques de la pointe, des aiguilles allongées de fer (goethite ?) apparaissent anarchiquement, cristaux de 100 nm, ou amas polycristallins sphérulaires vers l'extérieur de la dent. Dans la dent à maturité, les dépôts arrondis de silice (qui concernent aussi discrètement la membrane radulaire), sont concrétionnés, et ne laissent plus deviner la trame fibreuse initiale, même s'ils présentent une fine striation du même ordre d'espacement. On souscrit à l'hypothèse de Runham, d'un déplacement secondaire du dépôt ferrique corrélatif à la mise en place de la silice, puisque le métal est presque absent dans les bases. Dans les pointes "jaunes" le fer apparaît en cristaux losangiques enchevêtrés, associé aux concrétions globuleuses moins contrastées de la silice, dans un mélange hétérogène que la microsonde avait laissé deviner (Pl. II, *h*).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Le système radulaire de *Patina*, à croissance continue, mais modelé périodiquement en rangées de pointes dorsales, est d'abord constitué d'une matrice chitineuse homogène identifiée par des caractéristiques histochimiques et ultrastructurales. Des dents complexes s'y différencient progressivement, pièces dures "enracinées" par une base dans la membrane radulaire dont la trame fibreuse périphérique subit peu de changements, tandis qu'elle devient virtuelle dans les parties tannées et minéralisées : extrême pointe à composante cristalline ferrique masquée entre autres par inclusion dans une composante siliceuse qui devient exclusive dans sa partie inférieure. La zone jonctionnelle est double : supérieure appauvrie en silice, à composante ferrique principale, non cristalline, associée à P et Ca; inférieure déminéralisée et sans doute site privilégié du tannage (bien que notre approche ne permette pas d'arbitrer entre les strates supérieure et inférieure ; rappelons que Sollas dissociait pointe et base chez *Patella* par l'acide nitrique chaud, tandis que la chitinase laisse l'ensemble intact). La base subit avant la pointe l'imprégnation ferrique et par surcroît le tannage. Pour répondre à une interrogation de Runham et Ducros, nous aurions voulu établir la succession des deux processus de durcissement, mais il est impossible à quelques rangs près d'établir une priorité. L'épithélium supérieur de la gaine est responsable de l'élaboration de la composante ferrique double (masquée dans la pointe, phosphatée dans la zone jonctionnelle), à partir de granules de ferritine comparables à ceux décrits chez les Chitons, dont la nature dérivée de lysosomes est admissible, et qui doivent libérer le métal sous forme ionique. Dans une programmation plus tardive, et avant de dégénérer au niveau de l'odontophore, le même épithélium élabore dans des vésicules sécrétoires la silice dont le dépôt, conformément à la proposition de Runham, semble déplacer le fer déposé lors de la séquence antérieure, vers l'extrême pointe et la zone jonctionnelle supérieure.

La radula de *Patina* se différencie de celle de *Patella* décrite par Runham par plusieurs points : une répartition Fe-Si sans dissymétrie antéro-postérieure de la pointe, une base mieux délimitée structuralement et chimiquement, une zone jonctionnelle dont les strates sont à la fois plus précises et inversées dans leurs positions respectives.

Outre la caractérisation ultrastructurale des grains de sécrétion du fer et de la silice, et de leur dépôt sur la trame fibreuse chitineuse, le principal résultat de ce travail concerne la participation au tannage quinonique d'une polyphénoloxydase qui se localise exclusivement à cette base dentaire caractéristique des Patellidae, et dont la présence n'avait encore jamais été signalée dans les radulas de Mollusques.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CAREFOOT, C., 1965 - Magnetite in the radula of the Polyplacophora. *Proc. Malac. Soc. Lond.*, 36: 203-212.

DUCROS, C., 1967 - Contribution à l'étude du tannage de la radula chez les Gastéropodes. *Ann. Histochem.*, 12: 243-272.

FAVARD, P. & CARASSO, N., 1958 - Origine et ultrastructure des plaquettes vitellines de la Planorbe. *Arch. Anat. micr. Morph. exp.*, 47 (2): 211-234.

FRETTER, V. & GRAHAM, A., 1962 - British Prosobranch Molluscs. *Ray Society*, London.

GABE, M. & PRENANT, M., 1948 - Quelques aspects cytologiques du métabolisme du fer chez *Achantochites fascicularis* L.. *Arch. Anat. micr. Morph. exp.*, 37 (2): 136-154.

GABE, M. & PRENANT, M., 1956 - Particularités histochimiques de l'appareil radulaire chez quelques Mollusques. *Ann. Histochim.*, 3 (2): 95-112.

JEUNIAUX, C., 1963 - Chitine et chitinolyse. *Masson*, Paris.

JONES, E.I., McCANCE, R.A. & SHACKLETON, L.R.B., 1935 - The role of iron in the structure of the radula teeth of certain marine molluscs. *J. exp. Biol.*, 12: 59.

LOWENSTAM, H.A., 1962 - Goethite in the radular teeth of recent marine gastropodes. *Science*, 137: 279-280.

PUTSCHLER, M., SWEAT, F. & KUHN, J.G., 1964 - On the binding of direct dyes by amyloïd. *J. Histochem. Cytochem.*, 12: 900-907.

RUNHAM, N.W., 1961*a* - Investigations into the histochemistry of chitin. *J. Histochem. Cytochem.*, 9: 87-91.

RUNHAM, N.W., 1961*b* - The histochemistry of the radula of *Patella vulgata*. *Quart. J. micr. Sc.*, 102: 371-380.

RUNHAM, N.W., THORNTON, P.R., SHAW, D.A. & WAYTE, R.C., 1969 - The mineralization and hardness of the radular teeth of the limpet *Patella vulgata* L.. *Z. Zellforschung & mikr. Anat.*, 99: 608-626.

SOLLAS, I., 1907 - The molluscan radula : its chemical composition and some points in its development. *Quart. J. micr. Sci.*, 51: 115-136.

TOWE, K.M. & LOWENSTAM, H.A., 1967 - Ultrastructure and development of iron mineralization in the radular teeth of *Cryptochiton stelleri* (Mollusca). *J. Ultrastructure Research* , 17 (1-2): 1-13.

TAKANO, Y. & OZAWA, H., 1981 - Cytochemical studies on the ferritin-containing vesicles of the Rat-incisor ameloblasts with special reference to the acid phosphatase activity. *Calcified Tissue*, 33 (1): 51-56.

VOVELLE, J., 1967 - Histochimie : sur l'opercule de *Gibbula magus* (L.). Gastéropode Prosobranche : édification, nature protéique et durcissement par tannage quinonique. *C. R. Acad. Sci.* Paris, 264: 141-144.

Haliotis, 11, 1981
p. 241 à 250

ETUDE MALACOLOGIQUE DE LA FRANGE COTIERE SUD DU LAC DE TUNIS NORD

Jeanne ZAOUALI

Institut National Agronomique de Tunisie, 43, Avenue Charles NICOLLES - TUNIS -

MALACOLOGICAL STUDY OF THE SOUTHERN COAST OF THE TUNIS LAKE NORTH PART

ABSTRACT

The study of the 38 malacological species in 10 points along the souhern coast of Tunis lake (North part) indicates the presence of 2 groups ; the first one, with a small number of young samples and a large number of species, belonging to the H.P. biocoenose is composed by the stations influenced by the flow coming from central channel ; the second one, with a large number of samples and a small of species, belonging to the L.E.E. biocoenose,in the shut places. The Sanders index points out the prevailing place of the species adapted to strict ecological environment.

RESUME

L'étude des 38 espèces malacologiques récoltées dans 10 stations échelonnées le long de la berge méridionale du lac Nord de Tunis nous a permis de mettre en évidence deux ensembles : le premier comprend les stations sous influence des courants provenant du canal central, caractérisées par un nombre d'individus relativement faible et un nombre d'espèces élevé comportant principalement des mollusques appartenant à la biocoenose H.P. (herbier de posidonies) ; le second comprend les stations de milieu confiné avec un grand nombre d'individus et un petit nombre d'espèces appartenant à la biocoenose L.E.E. (lagunaire eurytherme et euryhaline). Le classement de l'ensemble des espèces (indice de Sanders) montre la dominance des espèces adaptées à des conditions écologiques très sévères.

INTRODUCTION :

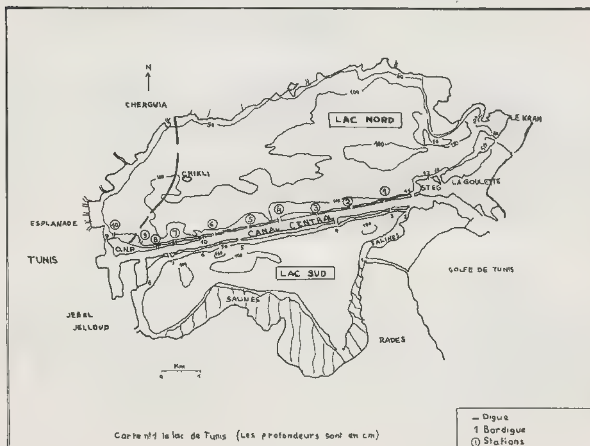
Le lac de Tunis est séparé du golfe de Tunis par un cordon littoral dont la fermeture se situerait au 16ème Siècle ; il est divisé en deux parties dites Nord et Sud par un canal de navigation long de 10 Km, profond de 10 m dans la zone de la Goulette proche de la mer et de 7 m dans la zone Ouest proche de la Ville de Tunis (carte N°1). La partie Nord de la lagune ainsi isolée est en communication directe avec la mer à son extrémité Est par le canal de Khéreddine (N° 14) et indirecte avec le canal central par trois chenaux profonds d'environ 1 m,50, un proche de la Goulette (bordigue N° 11), un dans sa partie centrale (bordigue de Chikly N°10) et un dans sa partie Ouest au niveau du Port de Tunis (Tunis Marine N°9) A ces chenaux s'ajoutent deux déversoirs (N° 12 et 13) des eaux de refroissement de deux centrales thermo-électriques (STEG) qui pompent leurs eaux dans le canal central au niveau de la Goulette.

HYDROGRAPHIE :

La lagune peu profonde (1 m environ) s'étend sur une surface de 2800 ha ; peu ouverte sur la mer elle a une température moyenne annuelle proche de celle de l'air : 19,2 °. La salinité moyenne des eaux est de 39 %°(Zaouali, 1977) avec des écarts importants notamment dans la partie Ouest (hiver : 20 %° ; été : 46 %°) en raison d'arrivées d'eaux usées provenant de la Ville de Tunis, à l'origine d'une très forte eutrophisation (moyenne de 0,5 à 1,8 mg/1 de phosphore, Schneider, 1978) se traduisant, entre autres, par une production d'environ 100 000 tonnes d'ulves/an (Belkhir, 1980).

MATERIEL ET METHODE :

Les prélèvements ont été effectués tous les Km le long de la berge Sud du lac à partir du canal II jusqu'au canal de Tunis-Marine (Km 10), les stations 6 et 7 étant situées de part et d'autre du canal de Chikly. A chaque station ont été récoltés en 4 points pris au hasard des sédiments correspondant aux remblais de dragage de la couche de vase superficielle des bords de la lagune. Les prélèvements de chaque station ont ensuite été homogénéisés et 500 g ont été prélevés afin d'être étudiés : comptage du nombre d'individus, du nombre d'espèces (tableau I) ; étude biométrique des tailles (longueur) et du nombre de côtes de Cerastoderma glaucum



Carte n°1 le lac de Tunis (Les profondeurs sont en cm)

TABLEAU N° 1	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10 Stations Nombre d'individus
BIVALVES										
Abra tenuis	7	7	20	8	5	3	18	6	8	18
Beguina trapezia					1					
Cardium exiguum					2	3	4			
C. paucicostatum										1
Cerastoderma glaucum	36	93	131	65	29	3	5	130	112	55
Gastrana fragilis		1	2	1	1					1
Loripes lacteus	10	5		5	1		39	1		17
Nucula nucleus					1	2				
Tapes aureus										1
T. decussatus	6	1	3							
T.pullastra					1					
Tellina pulchella										2
V. antiquata	1				1					
Venus gallina										1
GASTEROPODES										
Alvania cimex		13			70	80				
A. montagui			8							
Amycla corniculum	4	2	4		7		2	3		3
Barleia rubra						12				
Bittium reticulatum	12	20		4		16	20			
Cerithium vulgatum	29	17	5	5		38		2		5
Columbella rustica	1	1	1			1				3
Conus ventricosus		2								3
Cyclonassa neritea		6	1	6	3		1	4	4	4
Haminea navicula	1	12								
Hydrobia ventrosa	1082	1255	5100	5545	780	660	4032	18060	3934	544
Mitra ebenus			1			1				
M. turbiformis		4			3					1
Nassa mutabilis	2									2
Natica herbrea						1				
Pirenella conica	3			3			28	5	2	2
Retusa truncatula										10
Rissoa auriscalpium					20	25			1	20
R. similis			11	14	23	210		12	3	41
R. variabilis					1	10	3			2
R. ventricosa					36	154				
Tricolia speciosa	4	15	1		3	22	9			43
T. pulla	21	25	12		35	225	23			210
SCAPHOPODES										
D. inequicostatum						3				

RESULTATS

1 - Densité des peuplements : (tableau N° 1)

Les stations comportant le plus grand nombre d'individus (+ de 4000/500 g de sédiments) sont dans l'ordre : les stations 8, 4, 3, 7 et 9. Ce sont, mise à part la station 7, les stations les plus éloignées des chenaux (milieux confinés).

2 - Nombre d'espèces : (tableau N° 1)

38 espèces ont été récensées : 14 bivalves, 23 gastéropodes, 1 scaphopode. Les stations présentant le plus grand nombre d'espèces sont celles correspondant au voisinage des chenaux. station 10, chenal de Tunis-Marine : 23 espèces ; stations 6 et 5, chenal de Chikly 19 et 20 espèces ; station 1, Chenal II, 15 espèces ; station 2,17 espèces. Les stations qui présentent le nombre d'espèces le plus faible sont la 9 (7 esp.) la 8 (9 esp.) et la 4 (10 esp.), elles sont situées dans les zones confinées.

La première partie de cette étude nous permet donc de tirer les conclusions préliminaires suivantes : les stations de milieu confiné sont caractérisées par un grand nombre d'individus et un petit nombre d'espèces (phénomène typique des milieux lagunaires) ; le nombre plus ou moins élevé des espèces permet dans une certaine mesure d'évaluer le degré d'influence des arrivées d'eaux marines ; paradoxalement, celle-ci semble très importante dans la partie Ouest la plus éloignée de la mer. Dans la partie centrale de la lagune l'influence des courants marins est plus forte vers l'Est que vers l'Ouest, au niveau du canal 11 l'influence est plus forte à la station 2 qu'à la station 1 abritée vraisemblablement par les murs de la bordigue 11, il en est de même pour la station 5 par rapport à la 6 plus proche de la bordigue de Chikly.

3 - Fréquence :

Les espèces constantes présentent dans 50 % ou plus des prélèvements constituent 34,2 % du stock global, 35,7 % du stock des bivalves et seulement 3,9 % de celui des gastéropodes ; 69 % d'entre elles appartiennent à la biocoenose lagunaire eurytherme et euryhaline (L.E.E.).

Les espèces communes (de 11 à 49 % des prélèvements) représentent 39,5 % du stock global ; 21,5 % du stock des bivalves et 94,8 de celui des gastéropodes (espèces appartenant pour la majorité d'entre elles, à la biocoenose de l'herbier de Posidonies. HP : individus de très petite taille, juvéniles, n'ayant pu après métamorphose survivre très longtemps dans des conditions de vie difficiles).

Les espèces rares (présentes dans 10 % des prélèvements) forment 26,3 % du stock global, 42,8 % du stock des bivalves et seulement 1,3 % de celui des gastéropodes. Dans l'ensemble ces espèces sont inféodées au substrat telles Tapes decussatus dans la zone proche du canal II (station 1-2-3, sédiment vasosableux) et Dentalium inequicostatum (station 6) indicatrice de courant.

Bien que le plus fort contingent des espèces fasse partie du groupe des espèces communes, marquant ainsi le caractère mixte du biotope étudié, la liste des espèces constantes composée essentiellement par des espèces de la biocoenose L.E.E. (Hydrobia ventrosa, Abra tenuis et Cerastoderma glaucum sont présents dans 100 % des prélèvements) montre la dominance nette des influences lagunaires dans l'ensemble des stations prospectées.

4 - Hierarchie des Espèces (indice biologique numérique de Sanders) :

23 espèces sont classées. Celles qui ont le plus fort indice biologique sont dans l'ordre : Hydrobia ventrosa (100), Cerastoderma glaucum (71), Tricolia pulla (54), Rissoa similis (48), Abra tenuis (47), Cerithium vulgatum (31), Bittium reticulatum (24), Loripes lacteus (23), Pierenella conica (21), Cyclonassa neritea (20) (Tableau 2)

TABLEAU N° 2, INDICE BIOLOGIQUE NUMERIQUE (selon Sanders,1960)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Stations
Hydrobia Ventrosa	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	
Cerastoderma glaucum	9	9	9	9	6		3	9	9	8	
Tricolia pulla	8	8	6		7	9	9			9	
Cerithium vulgatum	7	6	4	5		5		3		1	
Bittium reticulatum	6	7		3		2	6				
Loripes lacteus	5			4			9	2		3	
Abra tenuis	4	2	8	7	2		5	7	8	4	
Tapes decussatus	3		2								
Amycla corniculum	2		3		3			4			
Tricolia speciosa	1	5				3	4			7	
Pirenella conica				2			8	6	5		
Alvania cimex		4			9	6					
Cyclonassa neritea		1		6	1			5	7		
Rissoa similis			7	8	5	8		8	6	6	
Alvania montagui			5								
Gastrana fragilis			1	1							
Rissoa auriscalpium					4	4			4	5	
Barleia rubra						1					
Cardium exigum							2				
Haminea navicula			3								
Retusa truncatula										2	
Rissoa ventricosa					8	7					
Rissoa variabilis							1				

Cette liste correspond à un mélange moitié par moitié d'espèces de la biocenose L.E.E. et de la biocoenose H.P. ; cependant, l'addition des indices de toutes les espèces montre, une fois encore, la dominance nette de la biocoenose L.E.E. (361/163).

5 - Indice de diversité :

Il est calculé selon la formule suivante:

$$S = \alpha \log e \left(1 + \frac{N}{\alpha}\right)$$

S est le nombre d'espèces récoltées dans le peuplement, N est le nombre d'individus dans le peuplement (Guille, 1970).

Les valeurs trouvées pour cet indice recoupent les renseignements fournis par l'étude du nombre d'espèces ; st I : 2,4 ; 2 : 2,7 ; 3 : 1,7 ; 4 : 12 : 5 : 3,5 6;2,9 : 7 : 1,5 ; 8 : 0,9 : 9 : 0,8 ; 10 : 4,2 . Le regroupement des valeurs des indices (une station présentant un indice fort correspondant à une station où se trouve un nombre élevé d'espèces) de part et d'autre de la station 6 (canal de Chikly) permet cependant de montrer pour la partie Est plus proche de la mer un indice légèrement supérieur à celui de la zone Ouest (2,8/2,4) ; de même, la moyenne des indices des stations 3 et 4, et 8 et 9 correspondant aux zones confinées Est et Ouest montre une assez forte différence dans la diversité des peuplements (1,4/0,8). Ceci met en évidence que, malgré une influence marine forte à la station 10, celle-ci reste très circonscrite.

6 - Degré d'affinité entre les stations :

Pour cette étude, nous avons éliminé Hydrobia ventrosa qui constitue entre 96,7 % (st 9) et 44 % (st 6) de l'effectif de tous les peuplements et donc, dans une certaine mesure, fausse les résultats, d'autant plus que, si elle est numériquement importante, elle est beaucoup moins du point de vue de la biomasse étant donnée sa taille très faible. Nous avons construit le diagramme-treillis regroupant les pourcentages des affinités entre stations (tableau 3) = dominances minimales des espèces communes (Sanders, 1960).

L'étude de ce diagramme confirme les résultats déjà trouvés et nous fournit d'intéressantes précisions.

1°/ - Présence de deux ensembles de très forte affinité :

Un ensemble Est (st. 3/4) et un ensemble Ouest (st.8/9). Mise en relief des affinités très forte entre ces deux ensembles ; ce qui confirme l'homogéneité des peuplements de milieu confiné(carte n°1).

2°/ - Mise en évidence d'une affinité assez forte entre les stations I et 2 et 2/3-4 :

3°/ - Affinité décroissante d'Est en Ouest entre les stations s'échelonnant le long de la berge à l'exception des stations proches des chenaux où elle redevient plus forte (st.7 et 10) avec cependant une affinité légèrement plus grande entre I et 7 qu'entre 1 et 10.

4°/ - Affinité très faible entre les stations 10 et 9 (16,5 %) avec, au fur et à mesure que l'on se dirige vers l'Est, une augmentation assez régulière de ce pourcentage (mise à part les stations proches des chenaux : 6 et 5).

En conclusion :

Les peuplements présentant les affinités les plus fortes (3-4 : 75,2 % et 7-8 : 89,4 %) correspondent aux stations typiquement lagunaires. L'observation des valeurs des affinités les plus faibles (9-10 : 16,5 % et 7-8 : 15,1 %) met, une fois de plus, en évidence l'isolement de la partie confinée Ouest.

TABLEAU N° 3 - DIAGRAMME - TREILLIS (Sanders, 1960)

Stations	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1										
2	61,8									
3	36,7	56,1								
4	38,9	57,8	75,2							
5	30,5	44,2	27,7	31,3						
6	30,2	26,6	16,5	19,6	45,6					
7	49,4	35,8	21,0	20,9	22,7	21,3				
8	33,8	48,4	78,1	78,1	23,4	9,1	15,1			
9	32,0	47,6	76,2	72,0	16,9	3,3	12,1	89,4		
10	46,6	39,4	31,2	32,4	42,8	51,1	34,0	24,9	16,5	

en noir : affinités supérieures à 70 %

croissillons : affinités entre 45 et 69,9 %

hâchures : affinités entre 20 et 44,9 %

en blanc : affinités inférieures à 20 %

7 - Etude statistique de Cerastoderma glaucum :

Dans de précédents travaux nous avons montré qu'il existait une relation entre le nombre de côtes de C.glaucum et le degré de l'influence marine subie par le bivalve (Zaouali, 1975) aussi avons nous procédé à une étude statistique de ce paramètre pour les populations de chaque station (à l'exception des stations 6 et 7 où le petit nombre d'individus présents ne permettait pas des calculs rigoureux).

Les valeurs moyennes obtenues (échantillon de 100 individus) sont les suivantes :

St I : 20,08 ± 1,59 ; 2 : 21,27 ± 1,59 ; 3 : 20,12 ± 1,47 ; 4 : 19,56 ± 1,52

5 : 19,73 ± 1,17 ; 8 : 19,97 ± 1,36 ; 9 : 1,80 ± 1,26 ; 10 : 19,90 ± 1,22

Pour une plus petite différence significative 1 % égale à 0,619 (avec un degré de liberté égal à 99) ces valeurs sont significativement différentes à l'exception de cell correspondant aux stations 4,5 et 8.

Les valeurs trouvées peuvent être regroupées en 2 ensembles. Le premier : moyenne de plus de 20 côtes (st. 1, 2, 3) correspond à la partie Est la plus proche de la mer, le second : (- de 20 côtes) aux stations Centre et Ouest. La station où C.glaucum présente le nombre le plus faible de côtes est celle où les observations faites nous montre une situation de plus grand confinement (st.9).

L'étude statistique de la taille (diamètre antéro-postérieur : longueur en mm) donne les résultats suivants :

st.I : 13 mm, 14 ± 3,90 ; 2 : 11,50 ± 3,55 ; 3 : 12,85 ± 2,70 ; 4 : 12,66 ± 3,21 ;
5 : 16,86 ± 2,15 ; 8 : 15,47 ± 4,35 ; 9 : 14,65 ± 3,06 ; 10 : 13,28 ± 3,55

Pour une plus petite différence significative 1 % égale à 1,284 ces valeurs sont significativement différentes à l'exception de celles correspondant aux stations 3 et 4, et 8 et 9.

Deux ensembles peuvent être mis en évidence, le premier correspond aux populations ayant une taille faible (entre 11 et 13 mm) elles appartiennent aux stations 2,3 et 4 (zone Est), le second aux populations ayant une taille moyenne comprise entre 13 et 17 mm. En d'autres termes, ce sont les populations les plus éloignées de l'influence marine qui présentent la taille la plus forte, ce qui peut être mis en relation avec un degré d'eutrophisation croissant d'Est en Ouest.

CONCLUSION :

L'étude séquentielle des peuplements malacologiques de la bordure méridionale du lac Nord de Tunis nous a permis de mettre en évidence l'importance de l'impact des arrivées d'eau marine au niveau des chenaux. Elle nous a permis, en outre, de mesurer non seulement le degré de cette influence, mais aussi, sa direction et son intensité ; c'est ainsi qu'il existe un net hiatus entre les stations 10 et 9 (coefficients de diversité très dissemblables et très faibles coefficient d'affinité), il en est de même, bien qu'à un degré moindre, entre les stations 1-2 et 3-4, 5-6 et 3-4, 7 et 8-9.

Dans leur ensemble les stations proches des chenaux présentent un peuplement très diversifié mais composé essentiellement d'individus de petite taille . Ceux-ci ayant pénétré dans le chenal à l'état larvaire n'ont, dans la majorité des cas, pu longtemps survivre, ils sont morts à l'état juvénile sans pénétrer plus avant dans la lagune où l'ensemble des conditions physico-chimiques interdisaient leur adaptation.

Nous avons pu, de plus, montrer que les parties centrales Est et Ouest représentaient des milieux homogènes fortement confinés et dominés nettement par les espèces de la biocoenose L.E.E.

Enfin, ce travail complète une première étude faite (Zaouali, 1974) sur la faune malacologique du lac et de ses canaux à la mer : canal central, de Khéreddine (lac nord) et de Radès (lac Sud) ; il corrobore les résultats trouvés, notamment la dominance d'Hydrobia ventrosa et Cerastoderma glaucum, espèces présentant dans les deux cas l'indice biologique le plus élevé. Certaines différences assez sensibles ont cependant été enregistrées : ce sont la disparition des espèces vivant dans la partie supérieure de la frange littorale chassées, semble-t-il, par une croissante pollution par les hydrocarbures (vidanges de l'usine thermo-électrique à fuel) Brachydontes minimus et Mytilus gallo-provincialis et la quasi disparition de Pirenella conica, dont la fréquence et l'abondance ne cessent de décroitre au fil des années.

L'étude biométrique des valves de Cerastoderma glaucum dont les caractères résument la somme des contraintes écologiques subies par l'animal nous a permis de relier l'importance numérique du nombre de côtes à l'influence de la proximité marine, influence régulatrice des écarts de salinité.

C'est ainsi, que si dans un précédent travail(Zaouali,1975) nous avions montré que les coques vivant dans la partie proche du canal de Khéreddine comportaient un nombre moyen de côtes égal à 20,7 (zone de faibles fluctuations halines ; 6 ‰), dans ce travail nous avons vu que les coques de la partie Est de la bordure méridionale du lac avaient une moyenne de 20,15 côtes (stations de 8 à 10, fortes fluctuations halines ; 26 ‰ à la station 9). Les différences entre ces valeurs étant statistiquement significatives, il n'est donc pas impossible de penser qu'elles correspondent à des populations différentes ; en d'autres termes, il nous est possible d'établir un lien entre les nombre décroissant des côtes portées par les coques et la valeur croissante des fluctuations halines subies par les animaux au fur et à mesure que s'éloigne l'influence directe des eaux marines.

Inversement, nous avons montré que les coques présentant la plus grande taille étaient celles vivant dans les portions les plus eutrophisées c'est-à-dire dans les stations les plus proches de la Ville de Tunis (partie Ouest).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Belkhir, M., 1980 - Eutrophisation du lac de Tunis ; étude physico-chimique et biomasses phytoplanctonique et macroalgale, Thèse spécialité, Université de Tunis, 149 p. multicop.

Guille, A., 1970 - Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II - les communautés de la macrofaune. Vie milieu, 21 (1-B) 149 - 280.

Sanders, H.C., 1960 - Benthic studies in Buzzards bay III - The structure of the soft bottons community. Limn. Ocean, 5 (2), 138 - 153.

Schneider, V., 1978 - Bilan des substances nutritives du lac de Tunis, 1976 - 1977. Parties I et II. Archives Ministère Agriculture, Tunisie 436 p.multicop.

Zaouali, J., 1974 - La faune malacologique du lac de Tunis (parties Nord et Sud) et de ses canaux (canal central, canal nord et canal sud) . Haliotis, 4 (1-2), 179,186

Zaouali, J. 1975 - Etude statistique du nombre de côtes du Bivalve Cerastoderma glaucum Poiret, dans les lagunes Tunisiennes relation avec la chlorinité du milieu. Rapp. Comm.int.Mer Méditerranée, 23 (3), 41-42.

Zaouali, J., 1977 - Le lac de Tunis : facteurs climatiques, physico-chimiques et crises dystrophiques. Bull. Off. Natn. Pêche. Tunisie, I (1), 37 - 49.

Haliotis 11, 1981
p. 251 à 260.

NOUVELLES DONNEES SUR LES RELATIONS ENTRE BACTERIES ET BIVALVES MARINS

par
Daniel PRIEUR

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences et Techniques, 29283 BREST CEDEX

ABSTRACT

NEW DATA ON THE RELATIONSHIPS BETWEEN BACTERIA AND MARINE BIVALVES.

The microflora of marine bivalves (larvae, postlarvae, adults) was studied using standard bacteriological methods. The analysis concerned especially *Mytilus edulis*, and the surrounding seawater was simultaneously sampled and analysed. The main feature of the bivalve's microflora was the importance of Gram negative fermentative bacteria, and particularly the genus *Vibrio*. Some experiments were performed to explain the process of bacterial colonization. The content of the digestive tract was observed using scanning and transmission electron microscopy. The slowness of the intestinal transit could explain the survival or the proliferation of some bacteria, particularly adapted to the gut conditions. The possibility of trophic relationships between bivalves and bacteria was also demonstrated. The bacterial strains distributed as food to larvae or juveniles were observed, lysed, in the stomach. The rôle of this microflora and the importance of bacteria in the diet of bivalves were discussed.

RESUME

La microflore hébergée par les bivalves marins aux stades larvaires, postlarvaires et adultes, a été étudiée par des méthodes bactériologiques classiques. Les analyses ont été réalisées essentiellement sur *Mytilus edulis*, et l'eau de mer environnante a été analysée simultanément. La microflore des bivalves se caractérise par l'importance des bactéries Gram négatif à métabolisme fermentatif, parmi lesquelles le genre *Vibrio* est le plus représenté. Les modalités d'acquisition de cette microflore ont été étudiées expérimentalement et les contenus du tractus digestif examinés en microscopie électronique à balayage et à transmission. La lenteur du transit intestinal pourrait expliquer la survie ou la multiplication des bactéries les mieux adaptées à ces conditions. La présence de cette microflore n'exclut pas la possibilité des relations trophiques entre bivalves et bactéries. Chez les larves, comme chez les juvéniles, les bactéries distribuées comme nourriture ont été retrouvées lysées au niveau de l'estomac. Le rôle de cette microflore et l'importance réelle des bactéries dans la nourriture des bivalves sont discutés.

MOTS-CLES : Bivalves, bactéries, microflore du tube digestif, relations trophiques, *Mytilus edulis*, *Vibrio*.

KEY-WORDS : Bivalves, bacteria, gut microflora, trophic relationships, *Mytilus edulis*, *Vibrio*.

INTRODUCTION

La plupart des travaux de bactériologie consacrés aux bivalves marins concernent la pollution et la pathologie. Ainsi, la concentration des bactéries d'origine fécale par les bivalves vivant en zones polluées est un phénomène qui a été souvent signalé et confirmé par de très nombreux contrôles sanitaires. De même, la pathologie des bivalves adultes a été étudiée dans le milieu naturel chez les principales espèces commercialisées, et l'agent pathogène

Cet article constitue un résumé d'une thèse de Doctorat d'Etat ès-Sciences Naturelles soutenue le 29 juin 1981 à l'Université de Bretagne Occidentale (Faculté des Sciences et Techniques).

a été souvent identifié au genre *Vibrio* (TUBIASH et Coll., 1972 ; GRISCHKOWSKY et LISTON, 1973 ; KANEKO et Coll., 1975). Ce même genre a été également isolé lors d'épizooties survenues dans des élevages larvaires (TUBIASH et Coll., 1970 ; DISALVO et Coll., 1978).

Par contre, les études portant sur les relations trophiques entre bivalves et bactéries, et sur les microflores associées au tractus digestif, sont peu nombreuses. Elles sont dues essentiellement à ZOBELL et LANDON (1937), COLWELL et LISTON (1960), CHAKROUN (1964), NEWELL (1965), LOVELACE et Coll. (1968), MASSON (1975), MARTIN et MENGUS (1977).

A la lecture de ces travaux, on constate que l'essentiel des analyses et expérimentations ont porté sur des animaux adultes. Très peu d'études ont été consacrées aux larves de bivalves, et cette lacune est très nette dans le cas des microflores associées. Dans tous les cas, ces deux types de relations ont été envisagés séparément.

Ce travail a donc été entrepris dans le but de préciser la nature des relations entre bivalves et bactéries, en milieu marin, aux stades larvaires, postlarvaires, juvéniles et adultes.

Une étude bactériologique a été réalisée dans un premier temps afin de décrire les microflores associées aux bivalves, et ceci, par référence à l'eau de mer environnante. Le milieu expérimental (eau de mer et cultures d'algues unicellulaires) utilisé au Laboratoire pour la production de larves a été également analysé.

Les résultats obtenus ont permis la proposition d'hypothèses concernant les relations trophiques entre bivalves et bactéries, et les modalités d'acquisition de cette microflore particulière. Une étude expérimentale a ensuite été menée, successivement sur des juvéniles et des larves, pour vérifier les hypothèses proposées. Ces expérimentations ont nécessité des observations en microscopie électronique à balayage et à transmission.

MATERIEL ET METHODES

1. Techniques de malacologie :

Les larves et postlarves de bivalves étudiées ont été produites au Laboratoire ou à l'écloserie de la Satmar à Barfleur, selon des techniques désormais classiques (LUCAS et Coll., 1976 ; PRIEUR et CARVAL, 1979). Outre la Moule (*Mytilus edulis*) principalement utilisée, l'Huître japonaise (*Crassostrea gigas*) et la Palourde du Pacifique (*Venerupis semidecussata*) ont fait l'objet d'analyses. Les adultes étudiés provenaient d'élevages contrôlés au Laboratoire (*Venerupis semidecussata*) ou de la nature (*Mytilus edulis*).

2. Techniques de bactériologie :

Deux milieux de culture ont été utilisés pour les numérations bactériennes et l'isolement des souches : 2216E (OPPENHEIMER et ZOBELL, 1952) et TCBS (KOBAYASHI et Coll., 1963). Les souches isolées ont été étudiées à l'aide d'une batterie de 120 tests (morphologiques, écologiques, biochimiques et nutritionnels). Les résultats ont été traités en taxonomie numérique sur un ordinateur CII Iris 80. L'identification des souches a été réalisée d'après la 8e édition du Bergey's Manual of Determinative Bacteriology. L'ensemble du processus suivi pour l'étude bactériologique a été détaillé (PRIEUR, 1981).

3. Techniques de microscopie :

La microscopie photonique, la microscopie électronique à balayage et à transmission, ont été utilisées pour l'interprétation de la partie expérimentale de ce travail. Les coupes

histologiques ont subi une coloration de Gram selon la méthode de BROWN et HOPPS (1973). Ces mêmes coupes ont ensuite été traitées pour la microscopie électronique à balayage selon la technique mise au point par PRIEUR (1980). Les échantillons de larves ont été préparés pour la microscopie électronique à transmission selon la méthode de CRAGG (1976).

RESULTATS

1. Mise en évidence d'une microflore associée :

L'étude bactériologique a nécessité la réalisation de 153 numérations bactériennes et 59 échantillons ont donné lieu à la description de 1 262 souches (PRIEUR, 1981). Seuls les principaux résultats obtenus sur *Mytilus edulis* sont présentés ici.

L'emploi simultané de deux milieux de culture, dont l'un sélectif, pour effectuer les numérations bactériennes, a permis une première approche qualitative (Tableau 1). On constate à la lecture de ce tableau que le rapport N/n est généralement faible pour les échantillons de moules (larves, postlarves, adultes) et plus élevé pour chaque prélèvement correspondant d'eau de mer. Le milieu 2216 E permet la croissance d'un éventail assez varié de bactéries du milieu marin, tandis que le milieu TCBS sélectionne principalement les bactéries fermentatives. Ces résultats indiquent donc une plus grande proportion de ces bactéries chez les bivalves, par rapport à l'eau de mer correspondante.

Référence de l'échantillon	Nature de l'échantillon	Nombre de colonies par ml d'échantillon sur milieu 2216E = N	Nombre de colonies par ml d'échantillon sur milieu TCBS = n	Rapport N/n
370	ME Ad	$2,55 \times 10^5$	$2,6 \times 10^4$	9,7
372	ME Ad	$3,45 \times 10^5$	$1,3 \times 10^4$	26,5
374	ME Ad	$2,4 \times 10^5$	$2,1 \times 10^4$	11,4
376	ME Ad	$2,79 \times 10^5$	$6,6 \times 10^3$	42,2
378	ME Ad	$3,87 \times 10^5$	$2,37 \times 10^4$	16,3
343	ME Ga	$2,37 \times 10^3$	0 à 1	2 370
344	ME Ga	$6,5 \times 10^3$	0 à 1	6 500
346	ME LD	$1,28 \times 10^7$	$2,5 \times 10^4$	480
345	EM (346)	$3,9 \times 10^5$	$9,2 \times 10^3$	42
353	ME LU	$6,4 \times 10^5$	$1,0 \times 10^5$	6,5
352	EM (353)	$1,9 \times 10^5$	$1,3 \times 10^2$	1 507
368	ME PL	$2,3 \times 10^5$	$1,5 \times 10^3$	153
367	EM (367)	$7,6 \times 10^5$	$3,5 \times 10^1$	21 714

Tableau 1 : Numérations comparées d'échantillons d'eau de mer (EM) et de *Mytilus edulis* (EM) sur les milieux 2216E et TCBS. Ad = adulte ; Ga = gamète ; LD = larve D ; LU = larve à umbo ; PL = postlarve.

Deux exceptions sont relevées cependant : la première concerne les échantillons de gamètes pour lesquels le rapport N/n est élevé. Ceci indique vraisemblablement que l'acquisition d'une microflore particulière par les larves ne se fait pas par l'intermédiaire des gamètes. La seconde exception concerne l'eau de mer dans laquelle vivent les larves D (échantillon 345) pour laquelle le rapport N/n est seulement de 42. Ceci peut s'expliquer par le

fait qu'après la fécondation, réalisée "*in vitro*", tous les embryons ne se développent pas en larves D. L'analyse ayant été réalisée alors qu'aucun changement d'eau n'a été effectué depuis la fécondation, l'importance des bactéries fermentatives dans l'eau de mer pourrait être la conséquence de l'accumulation d'embryons morts au cours du développement.

L'analyse qualitative complète, après isolement des souches pures, confirme ces premiers résultats. Dans le tableau 2, figure, pour chaque prélèvement, le nombre de bactéries fermentatives de différents types, isolées du seul milieu 2216E.

Référence de l'échantillon	369	370	373	374	343	344	346	345	353	352	368	367
Nature de l'échantillon	EM (370)	ME Ad	EM (374)	ME Ad	ME Ga	ME Ga	ME LD	EM (346)	ME LU	EM (353)	ME PL	EM (368)
Nombre de souches étudiées	16	17	20	22	8	12	21	18	18	22	16	14
Nombre de souches fermentatives	1	9	0	15	0	1	6	0	16	3	3	0
Nombre de bactéries vibrioïdes	1	5		8			3		13	1	3	
Nombre de bactéries indéterminées proches des vibrioïdes		4		4		1	2		1	2		
Autres bactéries fermentatives, dont entérobactéries		3					1		2			

Tableau 2 : Répartition des bactéries fermentatives dans les divers échantillons. Pour la légende des abréviations, se reporter au tableau 1.

A l'examen de ce tableau, on constate que les bactéries fermentatives sont rares dans l'eau de mer et toujours plus nombreuses dans les échantillons de moules, avec une dominance des bactéries vibrioïdes (genres *Vibrio* et *Photobacterium*). L'analyse détaillée des données en taxonomie numérique (PRIEUR, 1981) a montré que les bactéries fermentatives présentes dans les deux types d'échantillons étaient voisines. Par contre, des différences ont été trouvées, d'une paire (eau de mer + mollusque) de prélèvement à l'autre. Des analyses complémentaires ont également montré que cette microflore ne provenait pas des algues unicellulaires dont sont nourris les mollusques en laboratoire.

Les gamètes (échantillons 343 et 344) ne sont pas accompagnés au moment de leur émission de bactéries vibrioïdes. Ils ne peuvent donc être à l'origine d'une transmission de ces bactéries, entre les adultes et larves, au moins dans les conditions expérimentales du Laboratoire.

2. Etude expérimentale de l'ingestion de souches bactériennes sélectionnées :

L'étude expérimentale a été réalisée dans le but de répondre aux questions suivantes : Les mollusques peuvent-ils ingérer et digérer les bactéries ? Cette ingestion estelle sélective ? ; Les bactéries de différents types sont-elles toutes digérées par le mollusque, ou bien ont-elles une résistance différente au système digestif de l'animal ? ;

A quel niveau du tractus digestif peut-on observer des bactéries vivantes ?

Afin de répondre à ces questions, plusieurs séries expérimentales ont été réalisées, chez des juvéniles (préfigurant les adultes) et chez des larves de *Mytilus edulis*. Après un jeûne préalable, les animaux répartis en divers lots, ont été nourris de suspensions bactériennes préparées à l'aide de six souches pures, isolées lors de l'étude bactériologique et appartenant à des groupes taxonomiques différents (coque Gram positif, bacille Gram positif à métabolisme oxydatif, bacille Gram négatif à métabolisme oxydatif, bacilles Gram négatif à métabolisme fermentatif). A des intervalles précis, des animaux ont été prélevés et fixés en vue d'une observation en microscopie photonique et en microscopie électronique à balayage dans le cas des juvéniles, ou en microscopie à transmission dans le cas des larves. Des animaux témoins, c'est-à-dire soumis au même jeûne préalable, mais non nourris, ont été fixés de façon identique.

2.1. Résultats des expérimentations sur les juvéniles :

Toutes les souches bactériennes utilisées ont été ingérées et observées aux différents niveaux du tractus digestif. Le remplissage du tractus est très rapide, et quinze minutes après la distribution de la suspension bactérienne, les bactéries sont observées dans l'oesophage, l'estomac, le caecum du stylet, la glande digestive et l'intestin postérieur. A tous ces niveaux, les bactéries sont intactes.

Cette ingestion est vraisemblablement facilitée par le fait que certaines souches forment des microcolonies d'un diamètre de 5 à 10 microns.

Trois heures après le début de l'ingestion, des bactéries lysées sont observées au niveau de l'estomac et ceci pour toutes les souches utilisées. On trouve au même moment des bactéries à la fois à l'intérieur et à l'extérieur de la tige cristalline, où elles peuvent former une couche épaisse. A ce niveau, comme dans le sillon qui sépare l'estomac tubulaire de l'intestin moyen, les bactéries semblent intactes. C'est également le cas des cellules observées dans l'intestin postérieur, rempli dès le début de l'ingestion. Des bactéries intactes y demeurent jusqu'à vingt heures au moins après le début de l'ingestion et les résultats sont particulièrement nets pour les souches de *Vibrio* utilisées.

2.2. Résultats des expérimentations sur les larves :

Les larves placées dans un milieu contenant des cellules bactériennes vivantes sont capables de les ingérer. Compte tenu de la présence importante des bactéries dans les systèmes expérimentaux dans lesquels les larves sont produites (PRIEUR et CARVAL, 1979), ce phénomène intervient sans doute régulièrement. Toutes les souches proposées, d'un calibre convenable, ont été ingérées et retrouvées à tous les niveaux du tractus digestif. A l'exception de la souche coque Gram positif, pour laquelle une seule observation de lyse a été faite, toutes les souches utilisables ont été retrouvées lysées. Cette lyse intervient au niveau de l'estomac, à l'extérieur ou à l'intérieur de la tige cristalline, qui englobe assez régulièrement les particules alimentaires. Les cellules intactes et en cours de lyse sont fréquemment observées côte à côte à tous les niveaux du tractus digestif. En fin d'expérimentation, les membranes bactériennes sont accumulées à la périphérie de la tige cristalline, tandis que l'intestin renferme à la fois des cellules intactes, des membranes, et des résidus provenant de la tige cristalline.

CONCLUSIONS

Dès les jeunes stades larvaires, les moules (*Mytilus edulis*) hébergent une microflore plus riche en bactéries Gram négatif à métabolisme fermentatif que celle du milieu ambiant. Parmi ces bactéries, qui possèdent souvent des enzymes extracellulaires, le genre *Vibrio* est le plus représenté. Des résultats comparables ont été obtenus chez des larves de *Crassostrea gigas* et *Venerupis semidecussata* (PRIEUR, 1981).

Cette microflore ne semble pas immuable, mais dépendante de celle initialement présente dans l'eau de mer. Son installation pourrait s'expliquer par la lenteur du transit intestinal. Dans l'intestin postérieur, les bactéries qui ont échappé à la digestion survivent et sans doute se multiplient dans la mesure où les conditions du tractus digestif (anaérobiose et pH faible) leur conviennent. C'est en particulier le cas des *Vibrio*. Un tel mécanisme pourrait aussi expliquer la concentration des bactéries d'origine fécale par les bivalves des zones polluées, bactéries également adaptées aux conditions particulières du tractus digestif. L'installation d'une microflore intestinale n'exclut pas la possibilité de relations trophiques entre les bivalves et les bactéries. Ces dernières peuvent être ingérées et lysées au niveau de l'estomac, chez les larves comme chez les juvéniles. Cependant, dans le milieu naturel, le bol alimentaire des juvéniles est très varié et les bactéries ne semblent pas dominantes. Le rôle des bactéries dans l'alimentation des bivalves pourrait être double : apport protéique d'une part, participation à la digestion d'autre part. Toutefois, des investigations complémentaires sont nécessaires pour confirmer ces propositions. Enfin, sur le plan écologique, la présence régulière d'une population bactérienne active, dans le tractus digestif des mollusques, devrait être désormais prise en compte dans toute étude bactériologique en milieu marin, qui ne saurait être limitée à l'analyse de l'eau et du sédiment.

Légendes de la PLANCHE 1 ci-contre : OBSERVATIONS EN MICROSCOPIE ELECTRONIQUE A BALAYAGE.

Photo 1 : Formation de microcolonie par un bacille Gram négatif à métabolisme fermentatif. Observation au niveau de l'estomac d'un juvénile de *Mytilus edulis*, une heure après le début de l'ingestion. (X 4 800)

Photo 2 : Observation d'un bacille Gram négatif à métabolisme fermentatif au niveau de l'estomac d'un juvénile de *Mytilus*, une heure après le début de l'ingestion. (X 5 200)

Photo 3 : Observation d'une souche cocoïde Gram positif au niveau de l'estomac d'un juvénile de *Mytilus*, une heure après le début de l'ingestion. (X 5 200)

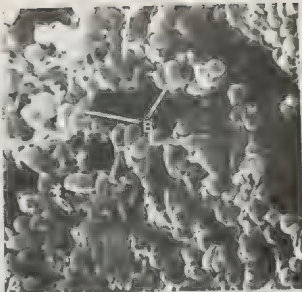
Photo 4 : Observation de cellules lysées d'un bacille Gram négatif à métabolisme oxydatif, de six heures à vingt heures après le début de l'ingestion, au niveau de l'estomac d'un juvénile de *Mytilus edulis*. (X 4 000)

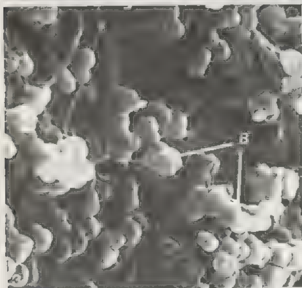
Photo 5 : Observation de cellules lysées et intactes d'un bacille Gram négatif à métabolisme fermentatif, de six heures à vingt heures après le début de l'ingestion, au niveau de l'estomac d'un juvénile de *Mytilus edulis*. (X 8 000)

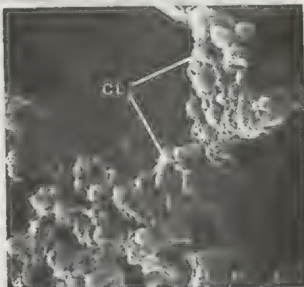
Photo 6 : Observation de cellules intactes d'un bacille Gram négatif à métabolisme fermentatif, vingt heures après le début de l'ingestion, dans l'intestin postérieur d'un juvénile de *Mytilus edulis*. (X 7 000)

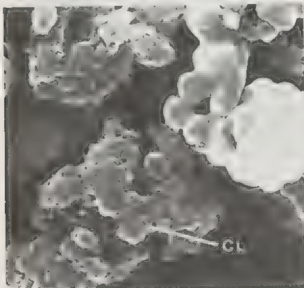
B : bactérie   CL : cellule lysée   MC : microcolonie











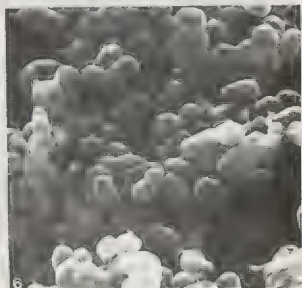


PLANCHE 1

BIBLIOGRAPHIE

BROWN R.C. et HOPPS H.C., 1973 - Staining of bacteria in tissue sections : a reliable gram stain method. *Am. J. Clin. Path.*, 60 (2) : 234-240

CHAKROUN F., 1964 - Contribution à l'étude des microflores bactériennes de la Moule *Mytilus galloprovincialis* Lamarck. *Thèse 3e cycle Océanogr. biol., Paris* : 110 p.

COLWELL R.R. et LISTON J., 1960 - Microbiology of shellfish. Bacteriological study of the natural flora of pacific oysters (*Crassostrea gigas*). *Appl. Microbiol.*, 8 : 104-109

CRAGG S.M., 1976 - Some aspects of the behaviour and functionnal morphology of bivalve larvae. *Ph D. Thesis, University College of North Wales, Marine Science Laboratories* : 137 p.

DI SALVO L.H., BLECKA J. et ZEBAL R., 1978 - *Vibrio anguillarum* and larval mortality in a California coastal shellfish hatchery. *Appl. Environm. Microbiol.*, 35 (1) : 219-221

GRISCHKOWSKY R.S. et LISTON J., 1974 - Bacterial pathogenicity in laboratory induced mortality of the pacific oyster (*Crassostrea gigas*, Thunberg). *Proc. Natl. Shellfish Assoc.*, 64 : 82-91

KANEKO T., COLWELL R.R. et HAMONS F., 1975 - Bacterial studies of Wicomico River soft-shell clam (*Mya arenaria*) mortalities. *Chesapeake Sci.*, 16 (1) : 3-13

KOBAYASHI T., ENOMOTO R., SAKAZAKI R. et KUWAHARA S., 1963 - A new selective isolation medium for pathogenic vibrios : TCBS Agar. *Jap. J. Bact.*, 18 : 387-391

LOVELACE T.E., TUBIASH H. et COLWELL R., 1968 - Quantitative and qualitative commensal bacterial flora of *Crassostrea virginica* in Chesapeake Bay. *Proc. Natl. Shellfish. Assoc.*, 58 : 82-87

LUCAS A., LE PENNEC M., PRIEUR D. et LE ROUX S., 1976 - Elevages expérimentaux de larves de mollusques marins. *Publ. Labo. Zool. Univ. Brest* : 25 p.

MARTIN Y.P. et MENGUS B.M., 1977 - Utilisation de souches bactériennes sélectionnées dans l'alimentation des larves de *Mytilus galloprovincialis* LMK (Mollusque bivalve) en élevages expérimentaux. *Aquaculture*, 10 : 253-262

MASSON M., 1975 - Etude expérimentale de la croissance et de la nutrition de la larve de *Mytilus galloprovincialis* (LmK) (Mollusque pélécypode). *Thèse 3e cycle, Univ. Caen* : 91 p., 30 pl.

NEWELL R.C., 1965 - The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae*, and the bivalve *Macoma baltica*. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 143 : 25-45

Légendes de la PLANCHE 2 ci-contre : OBSERVATIONS EN MICROSCOPIE ELECTRONIQUE A TRANSMISSION.

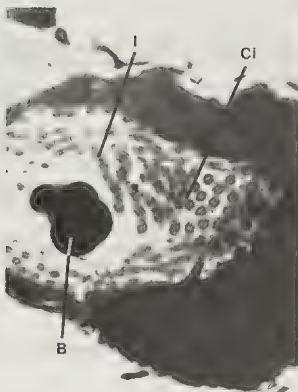
Photo 1 : Coupe au niveau de l'intestin d'une larve de *Mytilus edulis* ayant ingéré une souche coque Gram positif. Les bactéries n'ont pas été digérées. (x 15 000)

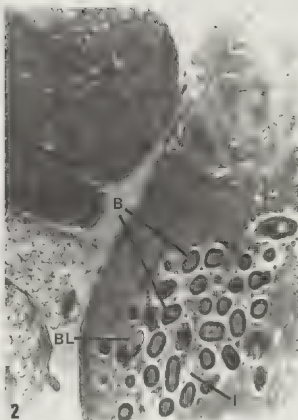
Photo 2 : Coupe au niveau de l'intestin d'une larve de *Mytilus edulis*, douze heures après l'ingestion d'un bacille gram négatif à métabolisme fermentatif. Des cellules intactes et en cours de lyse sont évacuées. (x 8 000)

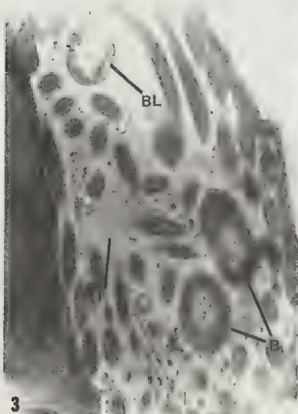
Photo 3 : Coupe au niveau de l'intestin d'une larve de *Mytilus edulis*, douze heures après l'ingestion d'un bacille Gram négatif à métabolisme fermentatif. Des cellules intactes et une enveloppe bactérienne vide sont évacuées. (x 25 000)

Photo 4 : Coupe au niveau de la tige cristalline d'une larve de *Mytilus edulis* ayant ingéré un bacille Gram positif. Des cellules intactes et lysées sont observées au contact des microfibrilles de la tige cristalline.

B : bactérie BL : bactérie lysée CI : cil F : fibrilles I : intestin
Mb : membrane TC : tige cristalline







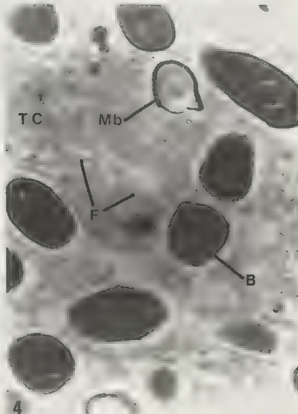


PLANCHE 2

OPPENHEIMER C.H. et ZOBELL C.E., 1952 - The growth and viability of sixty three species of marine bacteria as influenced by hydrostatic pressure. *J. Mar. Res.*, 11 : 10-18

PRIEUR D. et CARVAL J.P., 1979 - Bacteriological and physico-chemical analysis in a bivalve mollusk hatchery : techniques and preliminary results. *Aquaculture*, 17 : 359-374

PRIEUR D., 1980 - Observations de coupes histologiques en microscopie électronique à balayage : application à l'étude de microorganismes dans le tractus digestif de *Mytilus edulis*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t 290, sér. D : 1087-1089

PRIEUR D., 1981 - Les relations entre mollusques bivalves et bactéries hétérotrophes en milieu marin. Etude analytique et expérimentale. *Thèse d'Etat, Univ. Bretagne Occidentale, Brest* : 266 p.

TUBIASH H.S., COLWELL R.R. et SAKAZAKI R., 1970 - Marine vibrios associated with bacillary necrosis, a disease of larval and juvenile bivalve mollusks. *J. Bact.*, 103 (1) : 271-272

TUBIASH H.S., OTTO S.V. et HUGH R., 1972 - Cardiac edema associated with *Vibrio anguillarum* in the american oyster. *Proc. Natl. Shellfish. Assoc.*, 63 : 39-42

ZOBELL C.E. et LANDON N.A., 1937 - Bacterial nutrition of the California mussel. *Proc. Soc. exp. Biol. N.Y.*, 36 : 607-609



COMITE DE LECTURE DE LA REVUE "HALIOTIS"